ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69
2
ФЕВРАЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 69 (1984) № 2

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *О. И. Буркова*

Сдано в набор 11.11.83. Подписано к печати 6.02.84. М-30548. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 13.13. Уч.-изд. л. 15.02. Тираж 2313. Тип. зак. 937.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 56 : 581 : 582.671.14

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ И ИСТОРИИ РОДА *BRASENIA* (*CABOMBACEAE*)

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY AND HISTORY OF THE GENUS *BRASENIA* (*CABOMBACEAE*)

Дан обзор третичных и четвертичных видов рода *Brasenia* с территории СССР, в том числе и двух вымерших родов из ее предковых форм. Рассмотрены особенности морфологии семян и анатомии их кожуры. Описаны 7 новых видов.

Ископаемые семена рода *Brasenia* Schreb. находили в третичных и четвертичных отложениях Западной Европы еще в прошлом веке. Систематическая принадлежность этих семян долго оставалась неясной, и их описывали под разными названиями. Только A. Weberbauer (1893) установил, что это семена рода *Brasenia*. К настоящему времени из отложений от эоцена до рисс-вюрма в Западной Европе известны 10 видов. Нужно отдать должное первым исследователям семян рода *Brasenia* R. Caspary (1856), C. Weber (1892), Weberbauer (1893), G. Andersson (1896), они изучали морфологию семян, анатомию кожуры, привели в своих работах много рисунков, добросовестно выполненных и вполне понятных. Более поздние исследователи ограничивались несколькими фотографиями, а многие работы совсем не имеют иллюстраций. При исключительной изменчивости семян *Brasenia* в пределах вида и большом полиморфизме рода в прошлом иллюстрации очень важны для понимания каждого вида и рода в целом.

В сводке «Ископаемые цветковые СССР» (т. I) приводятся 16 третичных видов, из них 12 видов рода *Brasenia*, а 4 вида из олигоцена отнесены к вымершим родам *Dusembaya* Dorof. и *Braseniella* Dorof. (Дорофеев, 1974). К настоящему времени, учитывая уже описанные и описываемые ниже виды из третичных и четвертичных отложений СССР, в общем списке насчитывается 27 видов (см. таблицу). Все виды описаны по морфологии семян (величина, форма, строение поверхности, толщина кожуры). Для большей части видов теперь известна анатомия кожуры. Внешняя морфология и анатомия семян этих видов во времени менялись, резко или слабо, одновременно или разновременно. Заметить эти изменения сразу трудно, что-то (и, может быть, очень важное) мы упустили, и это не удивительно, так как подобные исследования только начинаются. Тем не менее эти исследования не только фиксируют какие-то реально существовавшие виды, но и разные этапы состояния рода, которыми восстанавливается истинный ход его истории.

У наиболее древних видов рода *Brasenia* из верхнего эоцена Англии *B. spinosa* Chandl. и *B. oblonga* Chandl. семена небольшие, округлые или продолговатые, с грубо бугорчато-морщинистой поверхностью, покрытой шиповатыми бугорками обычного для рода типа (Chandler, 1925, 1963). Анатомически они не изучались, но внешняя их морфология (особенно судя по рисункам в работе 1925 г.) очень архаична и в целом воспроизводит совершенно исчезнувший тип семян, поэтому скорее всего эти виды относятся к вымершему роду. В Англии эти виды переходят в нижний олигоцен. У олигоценовой *B. goretskyi* из Белоруссии единичные семена имеют сходную поверхность, но у других олигоценовых и более молодых видов этот признак уже не сохраняется.

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1984 г.

Геологическое распространение ископаемых видов сем. *Cabombaceae*

Вид	Олигоцен			Миоцен			Плиоцен			Плейстоцен	
	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	миндель-рисс	рисс-вюрм
Dusembaya turgaica Dorof.		—	—								
Braseniella nymphaeoides Dorof.		—	—								
B. rotundata Dorof.		—	—								
B. dusembaica Dorof.		—	—								
Brasenia goretskyi Dorof.		—	—								
B. ucrainica Dorof.		—	—								
B. baltica Dorof.		—	—								
B. sibirica Dorof.			—								
B. bresciana Dorof.				—							
B. poltavica Dorof.				—							
B. bashkirica Dorof.				—							
B. manykinii Dorof.					…	—					
B. kireevskiana Dorof.					—						
B. aldanensis Dorof.					—	—					
B. orientalis V. Nikit.					—	—					
B. sukaczevii Dorof.						—					
B. reidii Dorof.						—					
B. pripiatensis Dorof.						—	—				
B. tuberculata C. et E. Reid						…	—	—			
B. sajanensis Dorof.							—	—			
B. angustata Dorof.							—	—			
B. obovata Dorof.								—	—		
B. tanaitica Dorof.								—	—		
B. borysthenica Weliczk.										—	
B. belorussica T. V. Jakub.										—	
B. interglacialis Dorof.										—	
B. *holsatica* (Web.) Weberb.											—

У вымершего рода *Dusembaya* с единственным видом *D. turgaica* из олигоцена Казахстана (Дорофеев, 1973, 1974) семена небольшие, поверхность их без бугорков, многолопастные клетки с ямками в середине, расположены рядами, иногда с волосками в междурядьях, как у тропических представителей рода *Nymphaea* L., но крышечка с раздельными микропиле и рубчиком, как у вымерших викториеобразных типа *Eoeuryale* (см. о ней: Дорофеев, 1974) или в несколько ином облике у *Nuphar* Smith, *Nymphaea*, *Nelumbo* Adans. Эпидерма у *Dusembaya* низкая, клетки узкие, в общем типе близкие к таковым *Eoeuryale*, а нижний слой мощный, из многих рядов мелких клеток с сильно утолщенными стенками. У вымершего рода *Braseniella*, типом которого является *B. nymphaeoides* из Зауралья (Дорофеев, 1973, 1974), семена внешне похожи на семена рода *Nymphaea*: тонкая кожура, прямоугольные в контуре клетки со многими глубокими лопастями, но крышечка с микропиле и рубчиком в общей ямке и бугорки на поверхности, как у *Brasenia*. Эпидерма у *Braseniella* низкая, клетки нерегулярные, в основном широкие, полости большие и в целом эпидерма своеобразная, отличная от таковой *Brasenia* и других нимфейных. По уровню организации *Dusembaya* еще очень далека от *Brasenia*, и скорее это не ее предшественник, а какая-то боковая ветвь викториеобразных, слегка отклонившаяся в сторону *Brasenia*. *Braseniella* ближе к *Brasenia*, но и у нее еще много черт, унаследованных от слабодифференцированных нимфейных в широком понимании этого семейства старыми авторами. Среди них, очевидно, и были более близкие и исходные для *Brasenia* формы.

Кроме вымерших родов *Dusembaya* и *Braseniella* из олигоцена СССР известны и настоящие *Brasenia* (Дорофеев, 1974). Они еще сильно отличаются от современных, но у них уже близкая общая форма семян, сходная крышечка с микропиле и рубчиком в общей ямке, эпидерма бразениевого типа. Семена чаще мелкие. Особенно мелкие и узкие семена у *B. baltica*. Несколько крупнее и шире семена у *B. ucrainica*, но у них низкая эпидерма и стенки клеток нижнего слоя кожуры сильно утолщены, почти как у семян *Dusembaya*. Семена *B. sibirica* крупнее, обильно бугорчатые и в целом наиболее близки к миоценовым, хотя в морфологии и анатомии этого вида много особенностей. Наиболее архаична олигоценовая белорусская *B. goretskyi*, резко отличающаяся необычной эпидермой.

Из миоцена СССР известно 10 видов (Дорофеев, 1974; В. Никитин, 1976). Наиболее интересны раннемиоценовые виды. У *B. poltavica* с Украины семена небольшие, эллипсоидальные, поверхность неровная, но без бугорков, эпидерма низкая. У *B. bashkirica* семена небольшие, но расширенные к верхушке (этот признак станет очень характерным для позднемиоценовых и плиоценовых видов), поверхность бугорчатая, бугорки длинные, эпидерма низкая. У *B. bresciana* с юга Белоруссии семена несколько крупнее, эллипсоидальные, короткие и продолговатые, бугорчатые и почти гладкие, эпидерма высокая, нижний слой всегда из трех рядов крупных клеток с сильно утолщенными стенками. *B. bashkirica* несколько напоминает олигоценовую *B. sibirica* и, очевидно, с нею как-то связана. Менее определенны связи *B. poltavica* с олигоценовыми *B. goretskyi* (немного сходная общая форма, отчасти и поверхность) и *B. ucrainica* (в общем типе близкая спермодерма, но различная поверхность). Появление *B. bresciana*, ее процветание в нижнем миоцене и скорое (уже к среднему миоцену) исчезновение, а также ее генетические связи мало понятны. Близких форм в олигоцене пока не найдено, а к верхнему миоцену на ее территории появляется резко отличная *B. manykinii*.

Из верхнемиоценовых видов наиболее древний облик у семян *B. manykinii* с юга Белоруссии: они крупные, эллипсоидальные, почти шаровидные, яйцевидные, обильно бугорчатые, кожура тонкая, эпидерма низкая, клетки широкие. Вместе с типичными в части коллекций встречаются обратнояйцевидные семена, похожие на семена *B. tuberculata*, но с тонкой кожурой и низкой эпидермой. По-видимому, это промежуточные формы, связывающие миоценовую *B. manykinii* с плиоценовой *B. tuberculata*. Уже в самом конце миоцена на юге Белоруссии появляется своеобразная *B. pripiatensis*. Семена ее небольшие, по форме изменчивые, бугорки еще обильные, но мелкие, иногда поверхность только шероховатая. Наиболее интересна у этого вида эпидерма: клетки высокие, но узкие, верхний край среза неровный, с надрезами и полукруглыми фестонами. У олигоценовых, миоценовых, части плиоценовых и даже у древних четвертичных видов верхний срез ровный, иногда лишь слегка волнистый, но цельный. У *B. pripiatensis*, у части плиоценовых, а в основном у плейстоценовых и современного уссурийского видов верхний край эпидермы неровный, вторичные оболочки здесь рыхлые, обычно разрушены. Признак более характерен для молодых видов, но впервые он появляется у миоценового вида.

Средне-верхнемиоценовые виды — западно-сибирская *B. kireevskiana* и якутская *B. aldanensis* — по форме семян близки к *B. manykinii*, особенно к отклоняющимся от нее в сторону *B. tuberculata* формам. Но все сибирские семена менее бугорчатые и анатомически резко отличаются более высокими клетками эпидермы и большими, иногда сквозными полостями. Очень своеобразна верхнемиоценовая якутская с р. Омолой *B. sukaczevii*: семена эллипсоидальные, чаще продолговатые до узких, поверхность почти черная, в основном гладкая, а эпидерма сходна с таковой *B. aldanensis*. Очень близка к *B. sukaczevii* алданская *B. orientalis*, отличающаяся от нее мелкими деталями. По морфологии и анатомии *B. sukaczevii* и *B. orientalis* резко отличаются от миоценовых европейских, а только по морфологии семян — и от сибирских *B. kireevskiana* и *B. aldanensis*.

Весьма своеобразна верхнемиоценовая омская *B. reidii*: семена эллипсоидальные, в основном короткие, поверхность черная, гладкая, эпидерма высокая, плотная, верхний край среза ровный. Сходные, но более узкие семена, описанные из плиоцена Брунсума в Голландии, отнесены к современному североамериканскому виду *B. peltata* Pursh. К этим видам близка *B. tanaitica*, описанная из плиоцена Даньшино на Дону Липецкой обл. (Дорофеев, 1974). Семена этого вида небольшие и мелкие, эллипсоидальные и суженные к основанию, с гладкой, реже слегка бугорчатой поверхностью, эпидерма высокая, плотная, верхний край среза ровный. Все эти виды образуют особую группу позднемиоценовых и плиоценовых видов, от которых когда-то отошла и ветвь, давшая современный североамериканский вид.

Для плиоцена Европы характерна *B. tuberculata* (1915 : 86). Тип этого вида происходит из плиоцена Брунсума в Голландии. Семена крупные, эллипсоидальные, к основанию почти не суженные, обильно бугорчатые, с толстой кожурой и цельным верхним краем среза эпидермы. *B. tuberculata* — широкий и сборный вид. Истоки его уходят в верхний миоцен, где уже выявлена целая серия мелких таксонов, связывающих *B. manykinii* с *B. tuberculata*, в которых еще предстоит разобраться. И в плиоцене *B. tuberculata* очень полиморфна и образует ряд форм, соединяющих этот плиоценовый вид с плейстоценовыми. Так, П. А. Никитин (1957) приводит для флоры Кривоборья в Воронежской обл. 3 вида: *B. tuberculata*, *B. nehringii* (Web.) Weberb. и *B. schroeteri* Szaf. Последние два получены из верхних горизонтов кривоборской толщи. В моих сборах из основной толщи Кривоборья этих видов нет. Вид *B. nehringii* с самого первоописания был неясным, что породило путаницу в более поздних работах. Базионим — f. *nehringii* — относится к семенам из четвертичных торфяников Клинге у г. Котбус, что юго-западнее Берлина. Вполне четвертичный облик этого вида подтверждается анатомическим рисунком (Weberbauer, 1893, tab. 18, *6*), где видны узкие клетки эпидермы с разрушенным верхним краем. Форма же *nehringii* присоединена к основному виду *B. helvetica* (Web.) Weberb., тип которого происходит из каких-то, как сказано, межледниковых, но, возможно, и более древних отложений Дюрнтена в Швейцарии (Weber, 1892: 125—129), представляющих собою «сланцевый уголь» (Schiferkohle). Что собою представляют *B. helvetica* и *B. nehringii* — еще надо выяснить, просмотрев типовые коллекции или собрав неотипы из тех же местонахождений. Не подходит к составу кривоборской флоры и *B. schroeteri* (Szafer, 1925). Тип этого вида из рисс-вюрма Самострельник Гродненской обл. и выделен на основе биостатистических измерений семян, в результате которых получилась двувершинная кривая, якобы отвечающая двум видам этой флоры. Один из них был назван *B. nehringii*, другой — *B. schroeteri*. Семена из Самострельник довольно изменчивы, но в них надо разобраться и при наличии двух видов описать их должным образом.

В Кривоборской коллекции Никитина представлены 2, а возможно, и 3 вида, но они не четвертичные, а плиоценовые. Кроме *B. tuberculata* там может быть *B. tanaitica*, тип которого из плиоцена Даньшино в Липецкой обл.; возможен и еще один вид, но изображений в работе Никитина мало, понять их трудно. В близкой флоре Холмеча на Днепре Гомельской обл. также 3 вида. Кроме крупных, эллипсоидальных, к основанию не суженных семян *B. tuberculata*, в коллекции из Холмеча имеются семена *B. angustata* (несколько более мелкие, резко суженные к основанию или узкие на всем протяжении, менее бугорчатые или только шероховатые) и *B. obovata* (семена мелкие, эллипсоидальные или суженные к основанию, с редкими бугорками или без них). Различаются эти виды и анатомически (рис. 7). Изучение хороших коллекций семян *B. tuberculata* (а таких у нас пока только две — Кривоборье и Холмеч) показывает, что от этого вида где-то в начале—середине плиоцена отошли его производные виды, образующие ряд, постепенно приближающийся к современным. Как уже отмечалось, даже у позднемиоценовой *B. pripiatensis* в анатомии кожуры есть признаки молодых видов, хотя внешне семена остаются вполне неогеновыми. У *B. obovata* новых признаков больше, они во внешнем облике семян и в анатомии кожуры. Нужно отметить, что новые признаки появляются в разных группах и в разное время, причем в той же или близкой форме, хотя эти изменения одного направления. Процесс этот сложный и длительный, со многими в основном безрезультатными попытками.

К плиоцену на большей части территории Сибири род *Brasenia*, по-видимому, уже вымер, но на юге Красноярского края сохранялась интересная *B. sajanensis*, описываемая в настоящей работе. В общем типе морфологии семян и анатомии кожуры у этого вида есть сходство с европейской *B. tuberculata*, но в целом это особый плиоценовый южносибирский вид.

Остатки *Brasenia* из четвертичных отложений Европы в работах начала нашего века относились к *B. purpurea* Michx. (так тогда назывался современный вид), хотя еще в прошлом веке палеоботаники заметили их разнообразие и описали *B. nehringii*, *B. holsatica* и в 1925 г. — *B. schroeteri*. За последние годы советские палеокарпологи собрали большие коллекции семян *Brasenia* из отложений плейстоцена, в основном в западных областях СССР. Изучение их показало, что в миндель-рисском межледниковье было несколько вымерших видов.

У *B. borysthenica* из окрестностей г. Шклова (Дорофеев, Величкевич, 1971; Величкевич, 1982) семена довольно крупные, обратнояйцевидные и эллипсоидальные, не очень правильной формы, слабобугорчатые или только шероховатые, с тонкой кожурой и сравнительно низкой эпидермой с ровным краем среза. Вид очень полиморфный, и из него выделено несколько разновидностей.

У *B. belorussica* (Якубовская, 1978) из Гродненской обл. семена также крупные, эллипсоидальные или с суженной и слегка обособленной, как у рисс-вюрмских семян, верхушкой, поверхность шероховатая, бугорки низкие, редкие, кожура толстая, эпидерма высокая, верхний край ее среза ровный. Эти виды еще сохраняют какие-то черты неогеновых, но они своеобразны и вполне самостоятельны.

У *B. interglacialis* из Липецкой обл. семена мелкие, эллипсоидальные, короткие и продолговатые, слабобугорчатые, с видимыми лопастными клетками на поверхности, эпидерма из высоких, но узких клеток, верхний край среза неровный. Вид более молодой, по внешнему облику семян и анатомии кожуры ближе к рисс-вюрмским, но семена его мельче, обильнее бугорчатые, при этом сохраняют эллипсоидальную и продолговатую формы.

Миндель-рисское межледниковье было длительным, флора его довольно богатая, разнообразная и не одинаковая по этапам, поэтому число выявленных видов рода *Brasenia* в будущем увеличится.

Для рисс-вюрмского межледниковья характерна *B. holsatica.* Она известна в западных областях Русской равнины, реже встречается в центре. Семена этого вида довольно изменчивы в разных коллекциях, поэтому, возможно, прав был W. Szafer (1925), подразделявший этот вид на два, но это еще предстоит выяснить. В целом же семена из рисс-вюрма уже далеки от плиоценовых и даже от части миндель-рисских видов и близки к уссурийско-маньчжурской популяции современного вида. К вюрму род *Brasenia* полностью вымирает в Европе.

Brasenia — древний и в прошлом разнообразный и широко распространенный род. Бо́льшая часть остатков этого рода от эоцена до рисс-вюрма происходит из средних широт Евразии, но известны они и за Полярным кругом (Якутия). Род *Brasenia* всегда сопровождается составом лесных флор. В безлесных же флорах юга Русской равнины этот род отсутствует и в неогене. Удивительно его отсутствие в плиоценовых и четвертичных флорах востока Русской равнины (Татария, Башкирия), откуда известно много флор; возможно, пробел этот будет заполнен новыми находками. Для западных областей он всегда был более характерен.

Систематики относят современные популяции рода *Brasenia* к одному виду *B. schreberi* J. F. Gmel. К настоящему времени ареал рода сильно сократился по сравнению с третичным и даже с плейстоценовым, но он распространен еще довольно широко: Восточная Азия от Индии, Китая до низовьев Амура и Японии, Австралия, Центральная Африка и Северная Америка от юга Канады и Британской Колумбии до Флориды и Техаса. Современные семена рода *Brasenia* изучала H. Koch (1931), также считающая, что в современной флоре есть только один вид этого рода. В работе Koch приведены семена из разных стран. Изображены они не очень крупно, поэтому судить о них трудно. Тем не менее приведенные в этой работе семена несколько различаются по величине, не одинаковы по форме, в разной степени бугорчатые и гладкие. Едва ли это один вид. Современные семена почти не изучались анатомически, но даже немногие имеющиеся данные не подтверждают однотипности их анатомии. Очень интересно, что общий облик современных семян даже из тропических областей не старше плейстоценового.

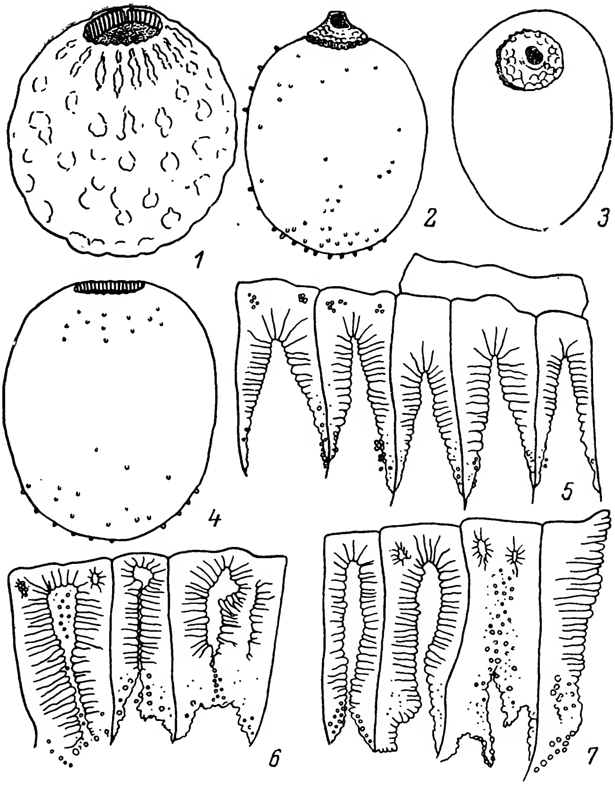


Рис. 1. Семена (*1—4*; ×27) и спермодерма (*5 —7*; ×270) *Brasenia goretskyi*. Гомельская обл., Стародубка, олигоцен.

Brasenia goretskyi Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *1—7*; 5, *1—7* — см. вклейку)

Голотип: Гомельская обл., правый берег Днепра, Стародубка, олигоцен, БИН, № 493-3, рис. 1, *2*, рис. 5, *6*.

Семена 1.7—2.8×1.65—2.3 мм, эллипсоидальные и почти шаровидные. Поверхность черная, блестящая или тусклая, лопастные клетки едва различимы, бугорки высокие, редкие, иногда отсутствуют. Крышечка небольшая, с микропиле и рубчиком в общей ямке. Кожура относительно толстая. На срезе видна толстая, непрозрачная кутикула, высокие разной ширины клетки эпидермы, верхний их край цельный, но слегка волнистый, боковые стенки плавно изогнуты, сильно утолщенные, поры очень обильные и своеобразные, особенно при продольном их сечении: горизонтальные или косые, идущие почти по всей толщине вторичных оболочек.

Семян в коллекции немного и они разнообразные. Типичные семена (рис. 1, *2*, *4*; рис. 5, *6*, *7*) небольшие, эллипсоидальные, с редкими бугорками по всей поверхности. К ним близки семена с гладкой поверхностью — небольшие, почти шаровидные (рис. 5, *3—5*), и более крупные, эллипсоидальные (рис. 5, *1*). Эти, особенно типичные семена несколько напоминают семена *B. sibirica* из олигоцена Томской обл. (Дорофеев, 1974), но мельче, с особой анатомией кожуры; мелких, почти шаровидных семян у сибирского вида нет. Наиболее интересно одно семя коллекции (рис. 1, *1*; рис. 5, *2*): почти шаровидное, отверстие верхушки большое, поверхность черная с большими, овальными или продолговатыми, но низкими валиками или возвышениями, у верхушки радиальными. Это семя во многом сходно с семенами *B. spinosa* (Chandler, 1925, 1963). Тип этого вида описан из верхнего эоцена Англии, но вид встречается и в нижнем олигоцене. В отличие от исследуемого нами семени английские семена имеют мелкие бугорки обычного бразениевого типа, сидящие поверх больших вали-

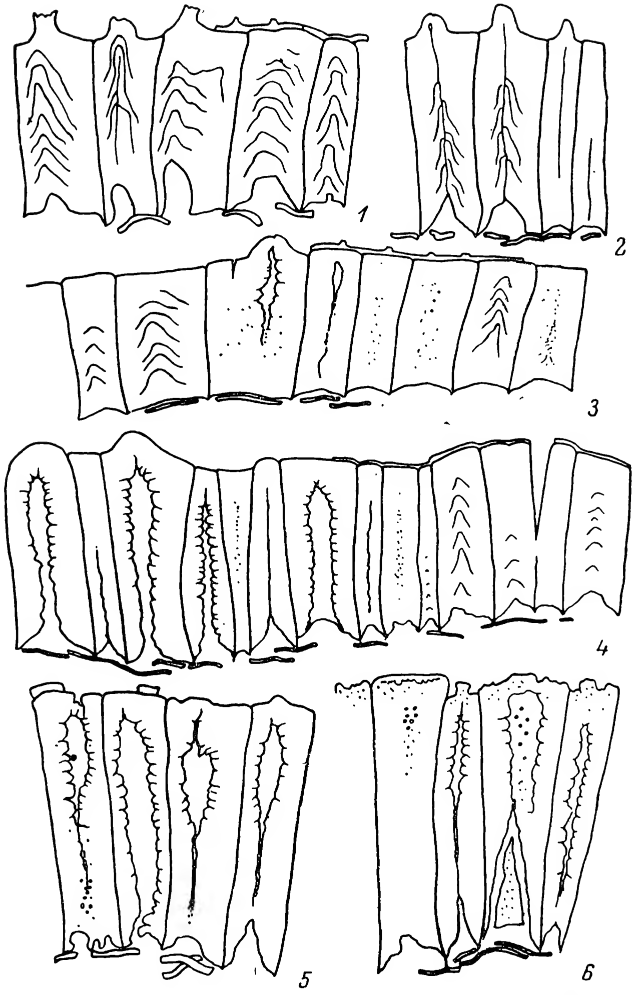


Рис. 2. Спермодерма видов рода *Brasenia*, ×270.

1—3 — *B. manykinii*, Брестская обл., Пружаны, скв. 356, гл. 79.6, верхний миоцен; *4* — *B. aldanensis*, Якутия, Мамонтова гора, миоцен; *5* — *B. sukaczevii*, Якутия, Хапчан-хайа на р. Омолой, миоцен; *6* — *B. kireevskiana*, Томская обл., Киреевское, миоцен.

ков и морщин. Возможно, это семя относится к особому виду, но анатомия кожуры у него та же, что и у остальных.

Название вида дано в честь Г. И. Горецкого, белорусского академика, много содействовавшего развитию советской палеокарпологии.

Brasenia manykinii Dorof. sp. nov.

(рис. 2, *1—3*; 5, *8—14*)

Голотип: Брестская обл., Пружаны, скв. 356, гл. 79, 6, верхний миоцен, БИН, № 499-1, рис. 5, *12*.

Семена 3.1—4.4×2.2—3.3 мм, эллипсоидальные, яйцевидные, почти шаровидные, раздутые. Верхушка приплюснутая, отверстие небольшое, крышечка низкая. Поверхность черная, матовая или блестящая, бугорки обильные, низкие или высокие, располагаются рядами в верхней половине, ниже беспорядочно, единичные экземпляры без бугорков. Кожура тонкая, многие семена измяты и деформированы. На срезе видна толстая непрозрачная кутикула с низкими бугорками или шипами. Эпидерма низкая, клетки разной ширины, но много очень широких, верхний край среза цельный и ровный, кроме выступов, соответствующих бугоркам поверхности, стенки утолщены сильно, полости небольшие, лишь в самом основании редко они щелевидно продолжаются до верхнего края, прорезая его в бугорках. Стенки клеток нижнего слоя утолщены сильно.

В отличие от семян *B. tuberculata* описываемые семена крупнее, менее правильны и более разнообразны по форме, бугорки у них выше и более обильны, но кожура тоньше, клетки эпидермы ниже и шире, с более ровным верхним краем. Типичная *B. tuberculata* характерна для плиоцена, семена ее мельче, более узкие, кожура толще, клетки эпидермы выше и уже, верхний край среза менее ровный. *B. manykinii* — вид более древний, широко распространен в так называемых пестрых глинах юга Белоруссии, относимых к верхнему миоцену.

Название вида дано в честь белорусского геолога С. С. Маныкина, которому автор обязан сбором многих неогеновых флор Белоруссии.

Brasenia aldanensis Dorof. sp. nov.

(рис. 2, *4*; 6, *1—5* — см. вклейку)

Голотип: Якутия, левый берег Алдана, Мамонтова гора, средний горизонт, миоцен, БИН, № 552-15, рис. 6, *2*.

Семена 2.95—3.85×2.5—3.35 мм, эллипсоидальные, реже яйцевидные, не очень правильные. Верхушка приплюснута или слегка сужена, отверстие небольшое. Поверхность коричневато-серая или черная, шероховатая, бугорки небольшие, редкие, иногда отсутствуют. Кожура толстая. На срезе видна тонкая, коричневатая кутикула, клетки эпидермы не очень высокие, разной ширины, верхний край неровный, стенки утолщенные, полости чаще широкие, булавовидные, уходящие до самого верха, иногда сквозные, поры обильные. Второй слой в обрывках, стенки его клеток утолщенные.

В нижнем и среднем горизонтах обнажения Мамонтовой горы встречаются семена двух типов. Семена мелкие и средней величины, эллипсоидальные, но продолговатые, с гладкой поверхностью черного или коричневато-черного цвета. Эти семена близки к семенам *B. sukaczevii*, описанным из обрыва Хапчанхайа на р. Омолой (Дорофеев, 1974), но несколько отличаются от типичных, поэтому были отнесены к особому виду *B. orientalis* (В. Никитин, 1976). Семена более крупные, широкие, эллипсоидальные или яйцевидные, с шероховатой, бугорчатой или ровной поверхностью, которые описываются как *B. aldanensis*. Анатомически *B. sukaczevii*, *B. orientalis* и *B. aldanensis* близки, у всех еще довольно высокая эпидерма с не очень ровным, обычно слегка разрушенным верхним краем и большие, булавовидные, иногда сквозные полости. Близок по анатомии к названным видам и западно-сибирский миоценовый *B. kireevskiana* (Дорофеев, 1974), хотя полости в клетках его эпидермы меньше (рис. 2, *6*). По морфологии семян *B. sukaczevii* и *B. orientalis* являются специфически якутскими видами, не имеющими аналогов ни в Западной Сибири, ни в Европе. Напротив, у *B. aldanensis* в морфологии семян много общего с западно-сибирским *B. kireevskiana* и даже с европейскими — миоценовым *B. manykinii*, особенно с отклоняющимися от типичных в сторону *B. tuberculata* формами, и в меньшей степени с плиоценовой собственно *B. tuberculata*. Это особая группа наиболее крупносемянных, в разной степени бугорчатых видов.

Brasenia sajanensis Dorof. sp. nov.

(рис. 4, *1*; 8, *10—18* — см. вклейку)

Голотип: Красноярский край, зона сочленения юго-западных отрогов Восточного Саяна (Манское белогорье) и Минусинской котловины, Слюсаревская впадина (бассейн р. Каспы, правого притока р. Кизир), точка 1007, плиоцен, БИН, № 150-1, рис. 8, *11*.

Семена 2.5—3.65×2.1—3.25 мм, эллипсоидальные и обратнояйцевидные, не очень правильные. Верхушка приплюснутая, отверстие большое, крышечка низкая. На поверхности многих семян видны 3—4 неглубокие, продольные ложбинки. На всех семенах хотя бы в обрывках сохраняется довольно толстый слой из одного ряда клеток, снаружи черный, блестящий, клетки округло-многоугольные. На участках, где верхние стенки клеток разрушены, они выгля-

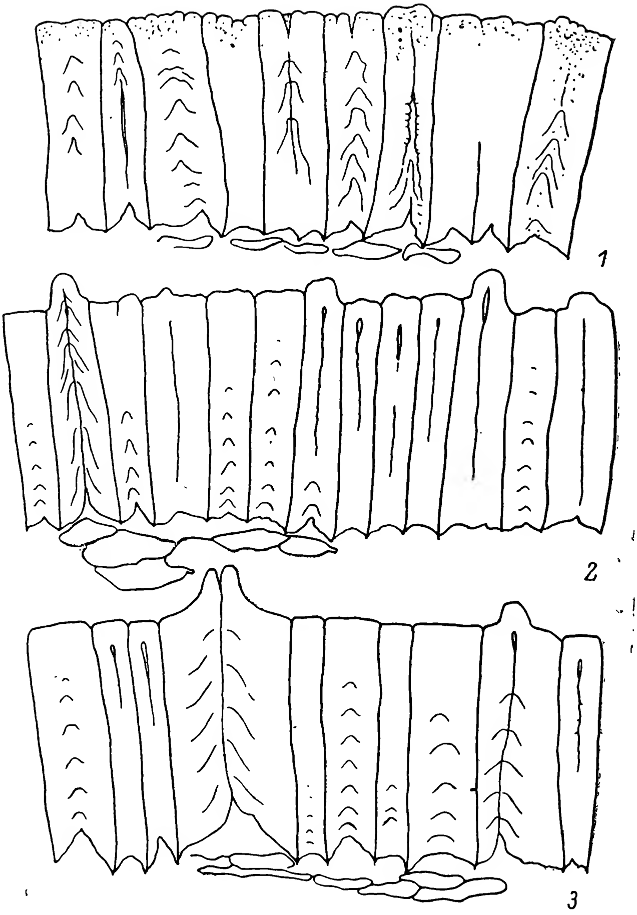


Рис. 3. Спермодерма видов рода *Brasenia*, ×270.

1 — *B. obovata*, 2 — *B. angustata*, 3 — *B. tuberculata*. Все из Гомельской обл., Холмеч, плиоцен.

дят как ячейки. Лопастные торцы столбчатых клеток эпидермы ни на одном семени не обнажаются. Бугорки мелкие, только в основании, реже они доходят до середины высоты. На поперечном срезе сверху виден срез наружного слоя с небольшими бугорками, практически не отличимого от кутикулы других видов. Ниже располагается мощный слой столбчатых клеток эпидермы, довольно высоких, местами широких, верхний край среза слегка волнистый, но цельный, стенки утолщены сильно, полости небольшие, только в основании клеток. Нижний слой почти не сохранился, редкие его обрывки показывают слегка утолщенные стенки клеток.

Семена этого вида несколько напоминают семена *B. tuberculata*, но мельче, иногда почти шаровидные или суженные к основанию, менее бугорчатые и сами бугорки мелкие. Более архаична у этого вида эпидерма: клетки ее ниже и шире, чем у *B. tuberculata*, несколько напоминают клетки *B. manykinii*. Наиболее интересны продольные ложбинки, похожие на следы проводящих пучков, проходивших по поверхности, возможно, в ткани плода. Подобных образований я не наблюдал ни у одного ископаемого вида, нет их и у современных семян из Приморья и Северной Америки. Также интересен наружный покров, возможно, соединяющий в себе ариллус и кутикулу, во всяком случае это покров. Близкое образование имеется у миоценовой из Белоруссии *B. bresciana* (Дорофеев, 1974), у семян которой подобный слой снимается иглой, обнажая лопастные торцы клеток эпидермы. Но семена многих древних видов прикрыты подобным же слоем, иногда с ячеистой поверхностью, иногда бесструктурным. Но в целом это своеобразный плиоценовый южно-сибирский вид.

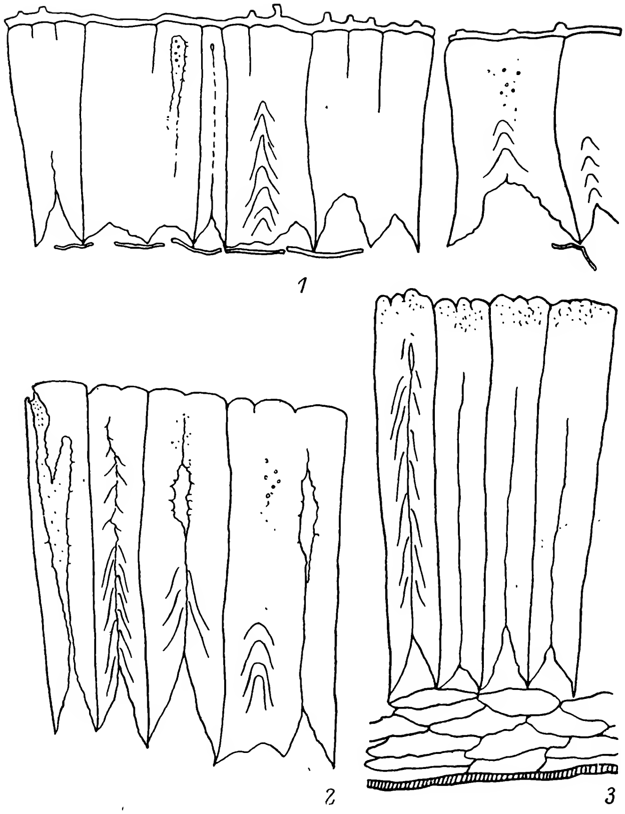


Рис. 4. Спермодерма видов рода *Brasenia*, ×270.

1 — *B. sajanensis*, Красноярский край, Слюсаревская впадина, р. Кизир, плиоцен; *2* — *B. interglacialis*, Липецкая обл., Никольское, скв. 13, гл. 17.7—18.5, миндель-рисс, *3* — *B. schreberi*, Приморский край, оз. Ханка, В. И. Баранов.

Углистые глины, откуда получены семена описываемого вида, залегают на коре выветривания отложений мела и палеогена и перекрываются явно четвертичными отложениями (лёссовидные суглинки, торфяники и др.). Возраст углистых глин определяется небольшим, но характерным для плиоцена комплексом видов: *Epipremnum crassum* C. et E. Reid, *Aracites johnstrupii* (Hartz) Nikit., *Decodon e* gr. *globosus* (E. Reid) Nikit., *Hypericum* cf. *tertiaerum* Nikit.

Brasenia angustata Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *2*; рис. 7, *9—15* — см. вклейку)

Голотип: Гомельская обл., правый берег Днепра, Холмеч, плиоцен, БИН, № 492-14, рис. 7, *10*.

Семена 2.9—3.75×2.0—2.75 мм, резко или плавно суженные к основанию, иногда параллельнокрайные по всей длине, но узкие. Поверхность обильно бугорчатая, но бугорки небольшие, расположены в основном ниже середины, реже они повсюду или их нет, поверхность в этом случае только шероховатая. Кожура толстая, крепкая. Клетки эпидермы еще высокие, но много узких, верхний край нерегулярно волнистый, с 1—2 полукругами или легкими надрезами, стенки сильно утолщены, полости небольшие. Клетки второго слоя крупные, неправильно-овальные, стенки их слабо утолщены, ткань в целом рыхлая, чаще в обрывках.

Описываемые семена сходны с семенами *B. tuberculata* (рис. 7, *16*, *17*), но мельче, отличаются и более узкой (клиновидной или параллельнокрайной) формой, менее обильными бугорками. Заметны и отличия в анатомии кожуры: у описываемого вида клетки эпидермы более узкие, иногда и короткие, верхний край среза неровный. У *B. tuberculata* (рис. 3, *3*) клетки крупнее, шире, верхняя стенка более ровная.

Brasenia obovata Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *1*; 7, *1—8*)

Голотип: Гомельская обл., правый берег Днепра, Холмеч, плиоцен, БИН, № 492-30, рис. 7, *4*.

Семена 2.35—2.7×1.7—2.2 мм, эллипсоидальные, слабо или резко суженные к основанию или параллельнокрайные, короткие или продолговатые, не очень правильные. Верхушка приплюснута, отверстие большое, крышечка низкая. Поверхность коричневая или темно-серая, шероховатая, с бугорками только в основании или без них, иногда видны лопастные торцы столбчатых клеток. Кожура еще толстая. Эпидерма из довольно высоких, широких или узких клеток, верхний их край неровный, вторичная оболочка у края пористая, рыхлая.

Описываемый вид удивительно напоминает *B. tanaitica* из плиоцена Даньшино на Дону Липецкой обл. (Дорофеев, 1974 : 61, табл. 101, *1—18*). Особенно близки короткие, к основанию суженные, без бугорков экземпляры (табл. 101, *3*, *4*, *7*, *8*, *11*, *12*). Типичные же экземпляры донского вида (табл. 101, *1*, *2*, *5*, *6*, *9*, *10*, *15—18*, голотип — *15*) отличаются от описываемого более существенно: они чаще эллипсоидальные, более продолговатые, в основном гладкие, с черной, блестящей поверхностью без бугорков, хотя в массе семян типовой коллекции очень редко можно найти главным образом у крупных семян мелкие бугорки, расположенные иногда по всей поверхности. Едва ли *B. tanaitica* связан с *B. tuberculata*. К нему ближе верхнемиоценовый с Иртыша *B. reidii* (Дорофеев, 1974), семена которого крупнее и шире (2.2—3.15×1.6—2.85 мм), но также черные, гладкие, совсем без бугорков. Тот же тип семян приводится из плиоцена Брунсума в Голландии (Reid, 1915 : 85, tab. 6, *21*, *24*) под названием *B. peltata* (это современный североамериканский вид, напрасно закрытый систематиками). Описываемый же вид скорее производное *B. tuberculata* через промежуточный *B. angustata*.

Brasenia interglacialis Dorof. sp. nov.

(рис. 4, *2*; 8, *1—9*)

Голотип: Липецкая обл., Никольское, скв. 13, гл. 17.7—18.5, миндель-рисс, БИН, № 604-10, рис. 8, *8*.

Семена 2.1—3.1×1.15—2.2 мм, эллипсоидальные, короткие, реже продолговатые. Верхушка слегка сужена или тупая, крышечка высокая. Поверхность шероховатая, бугорки только в основании, реже повсюду или совсем отсутствуют, у многих семян четко видны лопастные торцы столбчатых клеток. Цвет серовато-коричневый, светлый. На срезе кожуры видна тонкая, прозрачная кутикула, клетки эпидермы высокие и узкие с сильно утолщенными стенками, верхний край среза неровный. Нижний слой в обрывках, клетки его крупные, стенки их слабо утолщенные.

Из плейстоцена Русской равнины известно 3 вида. У наиболее архаичного *B. borysthenica*, описанного из миндель-рисса Нижинского рва на Днепре у г. Шклова (Дорофеев, Величкевич, 1971; Величкевич, 1982), семена крупнее (2.6—3.8×1.8—3.2 мм), в верхней половине расширенные, с приплюснутой верхушкой, неровным краем отверстия, умеренно толстой кожурой, низкой эпидермой и ровным ее верхним краем. Семена *B. belorussica*, описанные из скважины у г. Мосты Гродненской обл. (Якубовская, 1978), также крупные (2.6—3.7×2.3—3.15 мм), в основном эллипсоидальные, но иногда яйцевидные, с суженной и слегка оттянутой верхушкой, эпидерма высокая с ровным верхним краем. Семена рисс-вюрмского вида *B. holsatica* также крупнее, менее правильные, нередко с суженной и оттянутой верхушкой, бугорки редкие, кожура толще, клетки эпидермы выше и уже, верхний их край неровный, вторичная оболочка здесь более рыхлая, обычно разрушенная.

ЛИТЕРАТУРА

Величкевич Ф. Ю. Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1982. 208 с. — *Дорофеев П. И.* К систематике предковых форм *Brasenia*. — Палеонтол. журн., 1973, № 2, с. 103—111. — *Дорофеев П. И.* Сем. *Cabom-*

baceae. — В кн.: Ископаемые цветковые СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 52—62. — *Дорофеев П. И.*, *Величкевич Ф. Ю.* К систематике ископаемых бразений Белоруссии. — ДАН БССР, 1971, т. 15, № 4, с. 343—346. — *Никитин В. П.* Флора Мамонтовой горы по семенам и плодам. — В кн.: Миоцен Мамонтовой горы. М.: Наука, 1976, с. 131—194. — *Никитин П. А.* Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской обл. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1957. 206 с.— *Якубовская Т. В.* Раннеантропогеновыя насенныя флоры Беларускай грады і іх стратиграфичнае становища. — В кн.: Даследованні антрапагену Беларусі. Минск: Навука и техника, 1978, с. 93—105. — *Andersson G.* Über das fossile Vorkommen der *Brasenia purpurea* Michx. in Russland und Dänemark. — Bih. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1896, Bd. 22, S. 3—24. — *Caspary R.* Les nymphaeacées fossiles. — Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 4, 1856, N 6, p. 199—224. — *Chandler M. E. J.* The Upper Eocene flora of Hordle, Hants. — Monogr. Palaeontol. Soc., 1925, vol. 77, p. 1—32. — *Chandler M. E. J.* Revision of the Oligocene floras of the Isle of Wight. — Bul. Brit. Mus. (Nat. Hist.), geol., 1963, vol. 6, N 3, p. 323—383. — *Koch H.* Zur Gliederung der Gattung *Brasenia* auf Grund der Samenvariabilität. — Senckenbergiana, 1931, vol. 13, N 5—6, S. 214—228. — *Reid C.* and *E.* The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. — Mededeel. Rijksopsp. Delfstoffen, 1915, N 6, p. 1—178. — *Szafer W.* Zur Frage der Vielgestaltigkeit, Herkunft, sowi des Aussterbens von *Brasenia purpurea* im europaeischen Diluvium. — Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 1925, Bd 3, S. 493—509. — *Weber C. A.* Über *Cratopleura holsatica*, eine interglaciale *Nymphaeaceae*, und ihre Beziehung zu *Holopleura victoria* Casp. sowie zu recenten Nymphaeaceen. — Neues Jahrb. Min., Geol., Palaeontol., 1892, Bd 1, S. 114—137. — *Weberbauer A.* Über die fossilen Nymphaeaceen—gattung *Holopleura* Casp. und *Cratopleura* Web. und ihre Beziehungen zu der rezenten Gattung *Brasenia*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1893, Bd 11, S. 306—374.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 IX 1982

SUMMARY

The Tertiary and Quaternary species of *Brasenia* and the extinct genus *Dusembaya* and *Braseniella* from ancestral forms of this genus are reviewed. Morphological and anatomical features are considered. Seven new species are described.

УДК 581.11 : 582.765.2 (575.4)

С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) В БАДХЫЗЕ

S. N. SHEREMETIEV. WATER RELATIONS OF *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) FROM BADGHYZ

Приводятся данные о сезонных изменениях интенсивности транспирации, реального водного дефицита, осмотического давления клеточного сока, а также водоудерживающей способности листьев мужских и женских особей *Pistacia vera*. Предполагается, что мужские экземпляры более засухоустойчивы, чем женские.

Несмотря на большое число работ по биологии *Pistacia vera* L., в литературе имеется сравнительно немного публикаций по водному режиму этого вида. Водный режим фисташки настоящей в естественных условиях изучали О. В. Заленский (1940) в Западном Копетдаге, К. П. Рахманина (1962, цит. по: Попов, 1979) и К. П. Попов (1971) в Таджикистане. Однако вне поля зрения исследователей остались такие важные показатели водного режима, как осмотическое давление клеточного сока, реальный водный дефицит и водоудерживающая способность листьев.

Цель настоящей работы — дать характеристику основных показателей водного режима (интенсивности транспирации, реального водного дефицита, осмотического давления клеточного сока и водоудерживающей способности листьев) мужских и женских экземпляров фисташки настоящей.

Материал и метод

Исследования водного режима фисташки настоящей проводили на территории Бадхызского государственного заповедника. Водный режим изучали на участках в долине, на склонах холмов северной и южной экспозиций. Объектами наблюдений были 16 средневозрастных деревьев (8 мужских и 8 женских). Мужские и женские особи подбирали таким образом, чтобы они были одного возраста, схожи по внешнему виду, произрастали недалеко друг от друга и на одном высотном уровне. Листья для определения показателей водного режима брали из средней части кроны с теневой стороны деревьев.

Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания отрезанных листьев с помощью торсионных весов ВТ-1000. Измерения проводили с 7 до 19 ч через каждый час в двухкратной повторности параллельно у мужских и женских особей. В 1977—1980 гг. в разные сроки вегетационного периода были проведены наблюдения в течение 23 дней на участке в долине, 29 дней — на склоне южной экспозиции и 23 дня — на склоне северной экспозиции.

Реальный водный дефицит в листьях фисташки настоящей находили методом насыщения (Čatsky, 1960). Определение сублетального водного дефицита проводили путем подсушивания отделенных листьев и последующего их насыщения. Сублетальный водный дефицит определяли при повреждении 50% поверхности листьев.

Осмотическое давление клеточного сока изучали криоскопическим методом, водоудерживающую способность — путем периодического взвешивания ли-

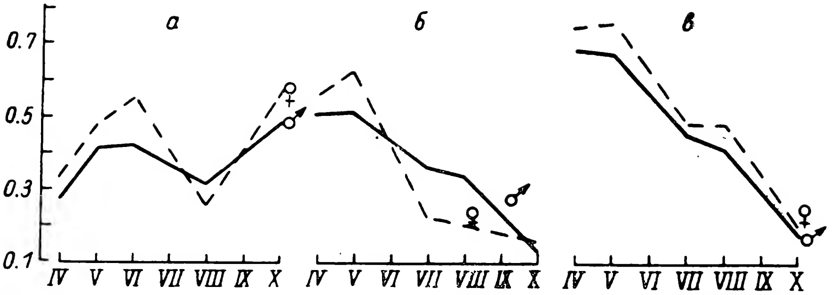


Рис. 1. Изменения средних значений интенсивности транспирации мужских и женских растений фисташки настоящей в течение сезона.

а — в долине (1977—1979 гг.); на склонах холмов: *б* — северной (1979—1980 гг.), *в* — южной (1979—1980 гг.) экспозиций. *По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* — интенсивность транспирации, г/г·ч.

стьев, экспонированных на воздухе в затененном помещении. В опытах была принята десятикратная повторность. Наблюдения начинали в 8 ч утра; их продолжительность была 9—11 ч.

Результаты исследования

Интенсивность транспирации. Рассматривая изменения интенсивности транспирации листьев мужских и женских растений фисташки настоящей в течение сезона на участке, расположенном в долине (рис. 1, *а*), можно отметить, что у женских особей максимального значения она достигает в июне. Мужские экземпляры в мае—июне транспирируют одинаково. В августе интенсивность транспирации снижается у растений обоего пола, а в октябре вновь возрастает.

Интенсивность транспирации у мужских и женских особей фисташки настоящей, произрастающих в долине, различалась. Во все сроки наблюдений (кроме августа 1978 г.) женские экземпляры транспирировали более интенсивно, чем мужские (табл. 1). Расчеты, проведенные с помощью непараметрического критерия Манна—Уитни (Рунион, 1982), показали, что эти различия статистически достоверны ($P < 0.05$).

Наибольшая интенсивность транспирации у растений обоего пола на склоне северной экспозиции приходится на май (рис. 1, *б*), затем она постепенно падает, достигая минимальных значений в октябре. Как и на участке в долине, здесь

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации (г/г · ч) мужских и женских особей фисташки настоящей на разных участках

Месяц	Пол растений	Интенсивность транспирации					
		долина		склон северной экспозиции		склон южной экспозиции	
		средняя	максимальная	средняя	максимальная	средняя	максимальная
Апрель	♂	0.27	0.60	0.50	1.15	0.68	1.18
	♀	0.33	0.75	0.55	1.38	0.74	1.44
Май	♂	0.41	0.55	0.51	1.18	0.67	1.46
	♀	0.48	0.82	0.62	1.52	0.75	1.33
Июнь	♂	0.42	0.87	—	—	—	—
	♀	0.55	0.91	—	—	—	—
Июль	♂	—	—	0.36	0.84	0.46	0.85
	♀	—	—	0.23	0.77	0.49	1.11
Август	♂	0.31	0.57	0.34	1.08	0.42	0.78
	♀	0.25	0.55	0.21	0.68	0.48	1.27
Октябрь	♂	0.48	0.92	0.14	0.30	0.19	0.40
	♀	0.56	1.01	0.16	0.44	0.21	0.37

в первые месяцы вегетации наблюдаются различия в интенсивности транспирации между мужскими и женскими экземплярами. По тесту Манна—Уитни в апреле и мае эти различия были статистически достоверны ($P < 0.05$).

Для растений, произрастающих на склоне южной экспозиции, тест Манна—Уитни выявил статистически значимые различия ($P < 0.05$) между мужскими и женскими растениями во все сроки наблюдений, но такие различия были только в год хорошего плодоношения фисташки настоящей (1979 г.), в 1980 г., когда плодоношения практически не было, интенсивность транспирации мужских и женских особей была примерно одинаковой.

В целом интенсивность транспирации на склоне южной экспозиции была выше, чем в других изученных местообитаниях (табл. 1). Особенно заметно это в первые два месяца вегетации (апрель—май). Несмотря на то что уже в апреле интенсивность транспирации довольно велика, ее дневные изменения происходят более или менее плавно. В мае этот процесс значительно сложнее. В июле и августе интенсивность транспирации снижается, но у женских растений в эти месяцы наблюдается пик интенсивности транспирации в ранние утренние часы, после чего она постепенно снижается. Для мужских растений более характерны изменения транспирации по типу или одновершинной кривой с пиком ближе к полудню, или плавной кривой, у которой трудно визуально выделить максимум.

Из анализа зависимости интенсивности транспирации фисташки настоящей от таких факторов среды, как температура и дефицит влажности воздуха, следует, что она тесно связана с этими показателями. При повышении температуры воздуха примерно до 30.5 °C интенсивность транспирации возрастает и у мужских, и у женских растений (рис. 2, *а*), у последних — несколько больше. Дальнейшее увеличение температуры воздуха ведет к снижению транспирации. Анализ коэффициентов корреляции показывает, что между интенсивностью транспирации и температурой воздуха существует очень тесная связь (табл. 2). Из табл. 2 видно, что мужские и женские особи реагируют по-разному на изменение температуры воздуха. У женских экземпляров коэффициенты корреляции несколько ниже, чем у мужских. Оценка разности между коэффициентами корреляции мужских и женских особей показывает, что эти различия статистически достоверны в области как положительной, так и отрицательной корреляции. Если мы обозначим коэффициенты корреляции между интенсивностью транспирации и температурой воздуха для мужских растений r_1, а для женских — r_2 и рассчитаем t-критерий, то окажется, что различия между коэффициентами корреляции существуют на очень высоком уровне значимости (табл. 3). Следовательно, интенсивность транспирации мужских растений в большей степени зависит от температуры воздуха, чем женских.

Зависимость интенсивности транспирации от дефицита влажности воздуха в общих чертах сходна с описанной выше (рис. 2, *б*). Но критические значения дефицита влажности, после которых интенсивность транспирации начинает снижаться, неодинаковы для мужских (41 мб) и женских (35 мб) растений. До момента достижения этих критических значений дефицита влажности воздуха интенсивность транспирации женских растений выше. Коэффициенты корреляции довольно высоки, но несколько меньше, чем для температурного

ТАБЛИЦА 2

Зависимость интенсивности транспирации мужских и женских особей фисташки настоящей от температуры воздуха ($P < 0.001$)

Пол растений	Коэффициенты корреляции			
	положительный		отрицательный	
	r	S_r	r	S_r
♂ (1)	0.973	0.003	—0.969	0.004
♀ (2)	0.951	0.005	—0.840	0.020

ТАБЛИЦА 3

Оценка разности между коэффициентами корреляции мужских r_1 и женских r_2 особей фисташки настоящей по отношению к температуре воздуха ($P < 0.001$)

Вычисление t-критерия	Для коэффициентов корреляции	
	положительного	отрицательного
$r_1—r_2$	0.22	0.129
S_{dz}	0.00583	0.0204
$t_ф$	3.73	6.32

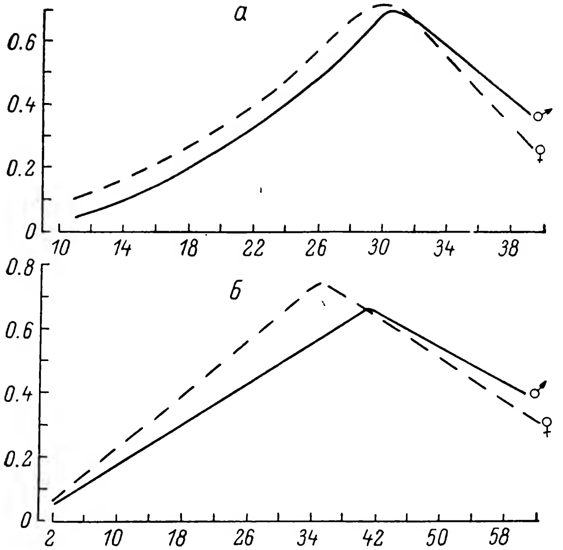


Рис. 2. Зависимость интенсивности транспирации мужских и женских особей фисташки настоящей от температуры (*а*) и дефицита влажности (*б*) воздуха.

По оси абсцисс: *а* — температура воздуха, °С, *б* — дефицит влажности воздуха, мб; *по оси ординат* — интенсивность транспирации, г/г·ч.

фактора (табл. 4). Положительная связь выражена более сильно, чем отрицательная.

Оценка разности между коэффициентами корреляции мужских и женских растений в этом случае не выявила достоверных различий. Связь интенсивности транспирации как мужских, так и женских особей с дефицитом влажности воздуха практически одинакова.

Полученные коэффициенты корреляции позволяют установить, какой из двух факторов среды является ведущим по отношению к интенсивности транспирации. Для мужских растений таковым является температура воздуха. Различия между коэффициентами корреляции мужских растений по отношению к температуре и дефициту влажности воздуха выявлены на высоком уровне значимости (табл. 5). Для женских растений таких различий не обнаружено. По всей видимости, последние одинаково реагируют на изменения как температуры, так и дефицита влажности воздуха.

ТАБЛИЦА 4

Зависимость интенсивности транспирации мужских и женских особей фисташки настоящей от дефицита влажности воздуха ($P < 0.001$)

Пол растений	Коэффициенты корреляции			
	положительный		отрицательный	
	r	S_r	r	S_r
♂ (3)	0.948	0.005	—0.805	0.026
♀ (4)	0.953	0.005	—0.786	0.024

ТАБЛИЦА 5

Оценка разности между коэффициентами корреляции мужских растений фисташки настоящей по отношению к температуре r_1 и дефициту влажности r_3 воздуха ($P < 0.001$)

Вычисление t-критерия	Для коэффициентов корреляции	
	положительного	отрицательного
$r_1—r_3$	0.025	0.164
S_{dz}	0.00583	0.0263
$t_ф$	4.29	6.24

Таким образом, более интенсивная транспирация женских растений в весеннее время связана, очевидно, с тем, что в это время года напряженность факторов среды не достигает критических для растений величин. Летом, когда температура и дефицит влажности воздуха могут быть очень велики, мужские особи, как правило, транспирируют интенсивнее женских. В этих условиях женские растения испаряют воду с одним пиком в утренние часы, резко снижая интенсивность транспирации днем. Это свидетельствует о том, что женские особи летом находятся в более напряженных отношениях со средой, чем мужские. Последние равномерно испаряют воду в течение дня, что, возможно, связано с большей зависимостью их транспирации от температуры воздуха. Более интенсивная водоотдача женскими растениями на южном склоне в летние месяцы связана с мощным пиком испарения в ранние утренние часы.

Содержание воды в листьях. Содержание воды в листьях фисташки настоящей мало зависит от местообитания растений. У деревьев, растущих в долине, на склонах северной или южной экспозиций, оводненность листьев в каждый срок наблюдений примерно одинакова (табл. 6). В течение сезона содержание воды в листьях наиболее резко изменяется в первые два месяца вегетации, уменьшаясь приблизительно с 70 до 55%. В последующие месяцы (до конца вегетации) оводненность листьев сокращается на 5—7%. Влажность листьев женских растений в течение всего периода вегетации, как правило, несколько больше, чем мужских, однако эти различия не очень велики и не могут быть подтверждены статистически. Но при пересчете содержания воды не на сырой, а на сухой вес в некоторых случаях удается установить статистически достоверные различия (рис. 3). Эти различия можно наблюдать с мая по июль у растений, произрастающих на склоне южной экспозиции. В начале (апрель) и в конце (октябрь) вегетации содержание воды в листьях растений разного пола практически одинаково.

Колебания оводненности листьев фисташки настоящей в течение дня незначительны и составляют лишь несколько процентов. Максимальные отклонения от средних значений содержания воды в листьях составляют примерно 6% у женских растений и 4% — у мужских. Расчет времени наступления дневных максимумов содержания воды в листьях показывает, что сдвиг фаз между ними у особей разного пола составляет более 3 ч.

Реальный и сублетальный водный дефицит. Дефицит насыщения водой в листьях фисташки настоящей в среднем не очень велик (табл. 7) и составляет примерно 18%. Однако наблюдаемые максимальные значения могут достигать в отдельных случаях 36%. Это происходит в июле — самом жарком месяце года. В это время средние за день значения водного дефицита становятся наибольшими. Обращает на себя внимание довольно широкий диапазон, в пределах которого изменяется реальный водный дефицит. Этот диапазон, по-видимому, сохраняется в течение всего вегетационного периода. Даже в самое жаркое время года могут попадаться листья с довольно низким дефицитом насыщения.

Что касается различий по этому показателю между мужскими и женскими особями, то можно отметить, что средние значения дефицита насыщения у них очень близки. Однако максимальные значения этого показателя неизменно выше (кроме одного месяца, мая) у последних. Самые высокие значения водного дефицита у женских особей наблюдаются в июле и августе. Как правило, это утренние пики водного дефицита, что обусловлено интенсивным испарением воды в ранние утренние часы.

ТАБЛИЦА 6

Содержание воды (в % от сыр. веса) в листьях мужских и женских особей фисташки настоящей из разных местообитаний

Месяц	Пол растений	Содержание воды		
		долина	склон южной экспозиции	склон северной экспозиции
Апрель	♂	71.9	71.5	71.0
	♀	72.5	73.3	71.0
Май	♂	63.6	68.2	67.0
	♀	65.5	71.2	67.6
Июнь	♂	53.3	—	—
	♀	54.8	—	—
Июль	♂	—	50.3	52.2
	♀	—	50.9	53.8
Август	♂	51.0	51.4	50.9
	♀	54.9	50.7	52.6
Октябрь	♂	48.8	50.9	53.8
	♀	49.5	50.9	53.0

ТАБЛИЦА 7

Реальный водный дефицит в листьях мужских и женских особей фисташки настоящей (в %)

Месяц	Пол растений	Реальный водный дефицит		
		средний	минимальный	максимальный
Апрель	♂	13.7	6.3	23.8
	♀	15.0	7.4	24.1
Май	♂	14.0	5.0	27.0
	♀	13.7	3.4	25.0
Июль	♂	23.2	10.5	31.4
	♀	23.2	8.0	36.0
Август	♂	20.5	6.0	29.4
	♀	19.4	5.6	31.2
Октябрь	♂	17.6	8.9	25.4
	♀	16.6	5.5	32.7
Средние значения	♂	17.8	7.3	27.4
	♀	17.6	6.0	29.8

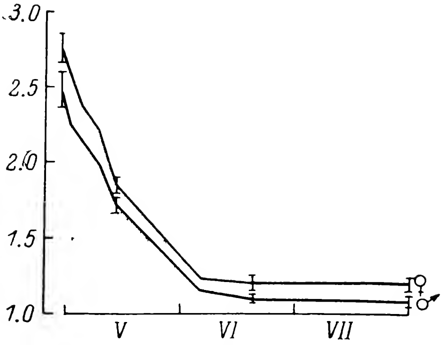


Рис. 3. Изменения содержания воды в листьях мужских и женских растений фисташки настоящей, рассчитанное по отношению к их сухому весу.

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат* — содержание воды, мг на 1 мг сух. веса.

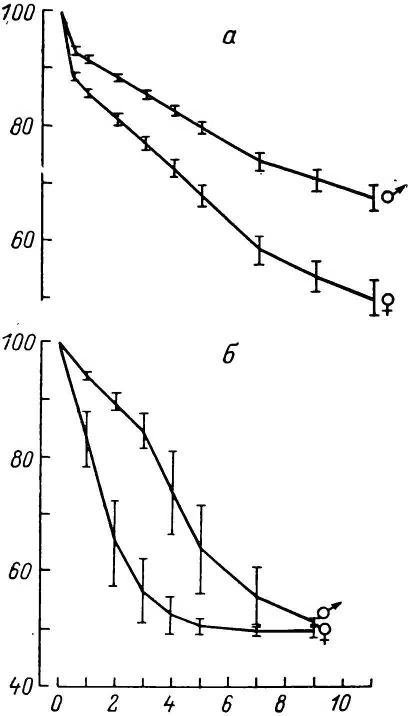


Рис. 4. Водоудерживающая способность листьев мужских и женских деревьев фисташки настоящей 26.04.80 (*а*) и 05.08.80(*б*).

По оси абсцисс — время, ч; *по оси ординат* — потери воды, %.

Определения сублетального водного дефицита показали, что он практически одинаков как для мужских, так и для женских растений и составляет в среднем 30%. Диапазон, в котором было определено среднее значение сублетального водного дефицита, составляет 24.1—42.9%. Женские растения, как видно, в отдельные моменты переступают порог средней критической величины. Это может свидетельствовать о том, что для них условия произрастания в самое жаркое время года крайне неблагоприятны. Их водный баланс в это время, по-видимому, может становиться отрицательным.

Водоудерживающая способность листьев. Динамика потери воды отделенными листьями мужских и женских растений неодинакова (рис. 4). У мужских особей водоудерживающая способность листьев заметно выше. В начале вегетации (апрель) количество воды, потерянной за первые 3 ч опыта, составляет для мужских растений в среднем 14.5, для женских — 22.9%. Эти различия в еще большей степени усиливаются в августе, когда мужские особи за 3 ч теряют в среднем 15.5, а женские — 43.7%.

Многие авторы однозначно связывают устойчивость растений к засухе с водоудерживающей способностью листьев. Считается, что бо́льшая водоудерживающая способность связана с большей засухоустойчивостью растений (Еремеев, 1960, 1963). Вероятно, один этот показатель не может служить достаточным основанием для суждения о большей или меньшей устойчивости растений к засухе. Однако наряду с другими особенностями водного режима растений фисташки настоящей большая водоудерживающая способность листьев мужских экземпляров подтверждает мнение о том, что мужские особи более засухоустойчивы, чем женские.

Осмотическое давление клеточного сока. Осмотическое давление клеточного сока — это один из важных показателей водного режима растений. При неблагоприятных условиях водоснабжения повышение осмотического давления и одновременное снижение гидратуры протоплазмы свидетельствуют о нарушении водного баланса растений (Вальтер, 1974; Свешникова, 1979).

Исследование осмотического давления клеточного сока у мужских и женских особей фисташки настоящей показало следующее. В начале вегетации осмотическое давление у мужских особей в среднем выше, чем у женских. В это время еще выпадают осадки и растения не испытывают недостатка влаги. Минималь-

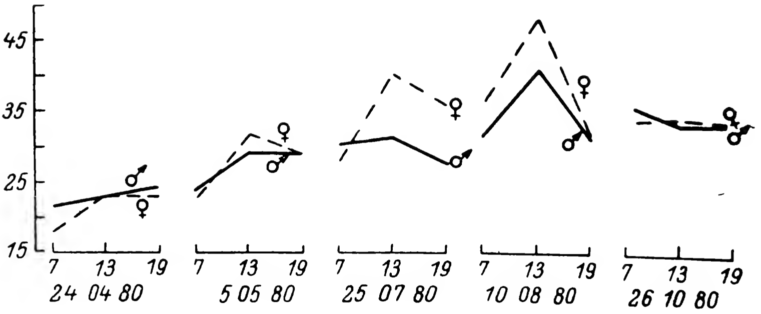


Рис. 5. Дневной ход осмотического давления клеточного сока листьев мужских и женских особей фисташки настоящей в отдельные дни сезона.

По оси абсцисс — часы суток; *по оси ординат* — осмотическое давление, атм.

ное осмотическое давление в это время года составляет у женских особей 17.8, у мужских — 21.5 атм. Максимальные значения не превышают 30 атм (табл. 8). По мере увеличения среднесуточной температуры воздуха и иссушения почвы осмотическое давление растет и в мае в среднем составляет 25.9 атм у растений обоего пола, однако максимальные величины у женских особей заметно выше, чем у мужских. В июле и августе эта тенденция усиливается, и в полдень осмотическое давление клеточного сока становится значительно выше у женских экземпляров (рис. 5). Напряженность водного режима женских растений усиливается от весны к лету. Они, по всей видимости, более чувствительны к ухудшению условий среды и реагируют на увеличивающуюся сухость воздуха и почвы снижением гидратуры протоплазмы. Как справедливо отмечает В. М. Свешникова (1979: 76), «повышение осмотического давления и соответствующее снижение гидратуры является первым поддающимся точному определению физиологически важным следствием нарушения водного режима». Об ухудшении состояния водного режима женских растений по мере увеличения в сезоне сухости и температуры воздуха и почвы свидетельствуют и все те особенности физиологического состояния мужских и женских особей, о которых было упомянуто выше.

ТАБЛИЦА 8

Осмотическое давление клеточного сока (в атм) у мужских и женских растений фисташки настоящей

Месяц	Пол растений	Осмотическое давление		
		среднее	минимальное	максимальное
Апрель	♂	24.9	21.5	28.9
	♀	22.5	17.8	26.9
Май	♂	25.9	23.6	27.0
	♀	25.9	22.1	31.3
Июль	♂	31.4	27.5	36.0
	♀	32.9	27.6	40.2
Август	♂	34.5	27.6	40.8
	♀	36.7	31.5	48.1
Октябрь	♂	33.6	31.2	38.4
	♀	33.6	30.4	36.2

Обсуждение

Вопрос о сравнительной устойчивости растений к засухе довольно сложен. Ранее считалось, что засухоустойчивые растения отличаются более экономным расходованием воды. Однако начиная с работ Н. А. Максимова (1952) принимается, что ксерофиты могут испарять воду значительно более интенсивно, чем мезофиты. Это, как нам кажется, касается в основном видов растений, принадлежащих к разным экологическим типам. В пределах же вида устойчивость растений к засухе можно определить лишь в каждом конкретном случае с обсуждением многих показателей жизнедеятельности. Как отмечал Максимов (1958: 525), «единого типа засухоустойчивости нет и быть не может, нет и универсальных признаков засухоустойчивости». Поэтому мы обратились к сравнению нескольких показателей водного режима, чтобы выяснить вопрос об устойчивости растений разного пола фисташки настоящей к ухудшению условий среды. В Бадхызе для этого вида ухудшение произрастания проявляется прежде всего в увеличивающейся в процессе вегетации температуре и сухости воздуха и почвы.

Как показали наблюдения, интенсивность транспирации усиливается при ухудшении условий произрастания независимо от пола растений. Самая высокая интенсивность транспирации с апреля по август наблюдается у растений, произрастающих на склоне южной экспозиции (рис. 1), поскольку сюда попадает самое большое количество лучистой энергии солнца в течение всего года. Так как жаростойкость (Lange, 1959) листьев фисташки настоящей не очень высока (летальная температура составляет примерно 49 °C), они должны испарять здесь большее количество влаги, чем в других местообитаниях. Таким образом, более суровые условия произрастания связаны у фисташки настоящей с увеличением интенсивности транспирации.

Вместе с тем у женских растений на этих же склонах интенсивность транспирации достоверно выше, чем у мужских экземпляров. Значит, ухудшение условий произрастания, приводящее в целом к усилению интенсивности транспирации как у мужских, так и у женских растений, в большей степени сказывается на женских особях. Здесь они вынуждены интенсивнее испарять воду. Мужские растения приспосабливаются к суровым условиям произрастания не столько путем более экономного расхода воды, сколько за счет структурных изменений — более ксероморфного строения листьев (Шереметьев, 1981).

Изменение ритмов интенсивности транспирации также свидетельствует о том, что женские растения находятся в более напряженных отношениях со средой, чем мужские особи. Если у последних максимумы интенсивности транспирации в течение всего сезона колеблются около полудня, то для женских растений характерно перемещение этих максимумов на ранние утренние часы. После сравнительно мощного утреннего пика интенсивность транспирации женских экземпляров резко снижается и находится на довольно низком уровне в течение всего дня. Свешникова (1979: 95) отмечает, что «если растение находится в неблагоприятной ситуации в смысле водоснабжения, то активная транспирация приурочивается к утренним часам и дневной ход имеет вид одновершинной ниспадающей кривой». Именно такая картина наблюдается в дневных ритмах интенсивности транспирации женских экземпляров в летнее время. Мужские особи более равномерно транспирируют в течение дня с максимумом интенсивности транспирации около полудня.

Содержание воды в листьях мужских и женских растений приблизительно одинаково, однако их норма реакции на факторы внешней среды, по-видимому, различная. Это находит свое отражение во времени наступления максимумов содержания воды в листьях растений разного пола. Сдвиг фаз между этими максимумами в летние месяцы составляет примерно 3 ч. Кроме того, амплитуда колебаний содержания воды в листьях как мужских, так и женских растений увеличивается в самые напряженные для них летние месяцы. В большей степени это характерно для женских экземпляров, что говорит и о большей чувствительности растений этого пола к ухудшению условий среды.

Самые большие значения дефицита насыщения у женских особей также показывают, что они с большими трудностями переносят ухудшение условий произрастания. Об этом же свидетельствует и более низкая, чем у мужских растений, водоудерживающая способность листьев, более высокие значения осмотического давления клеточного сока в летние месяцы.

Таким образом, наши данные позволяют предположить, что женские растения фисташки настоящей в Бадхызе более чувствительны к ухудшению условий произрастания. Мужские особи, по-видимому, устойчивее женских, они менее подвержены вредному воздействию высокой температуры, сухости воздуха и почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Г. Растительность земного шара, т. 2. М.: Прогресс, 1974. 423 с. — *Еремеев Г. Н.* Некоторые физиологические показатели стойкости к засушливым условиям плодовых и других древесно-кустарниковых растений. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 473—477. — *Еремеев Г. Н.* Определение засухоустойчивости плодовых и других древесных растений. — Физиол. раст., 1963, т. 10, № 6, с. 722—726. — *Заленский О. В.* Распространение и экологические особенности фисташки (*Pistacia vera* L.) и миндаля (*Amygdalus communis* L.) в Западном Копет-Даге. — Бот. журн., 1940, т. 25, № 1, с. 20—37. — *Максимов Н. А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 576 с. — *Максимов Н. А.* Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1952, 559 с. — *Попов К. П.* О транспирации фисташки настоящей в условиях полусаванных фисташников Таджикистана. — Экология, 1971, № 5, с. 44—52. — *Попоз К. П.* Фисташка в Средней Азии. Ашхабад: Ылым, 1976. 161 с. — *Рунион Р.* Справочник по непараметрической статистике. М.: Финансы и статистика, 1982. 198 с. — *Свешникова В. М.* Доминанты казахстанских степей. Эколого-физиологическая характеристика. Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Шереметьев С. Н.* Интенсивность транспирации и ее временная организация у мужских и женских особей *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 565—572. — *Čatsky J.* Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. — Biol. Plant., 1960, vol. 2, N 1, p. 76—78. — *Lange O. L.* Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischev Wüsten- und Savannenpflanzen. — Flora, 1959, Bd 147, Hf. 4, S. 595—651.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1982.

SUMMARY

The data are listed on seasonal changes in transpiration intensity, factual water deficit, osmotic pressure of cell sap, as well as water-holding capacity of leaves of male and female *Pistacia vera* individuals. It has been concluded that male specimens are more droughtresistant than female ones.

УДК 581.44 : 582.912.4 (571.66)

Н. В. Шилова

О ЗАЛОЖЕНИИ И РОСТЕ ПОБЕГОВ МИКРОФИЛЛЬНЫХ КУСТАРНИЧКОВ СЕМ. *ERICACEAE* В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

N. V. SHILOVA. ON THE INITIATION AND GROWTH OF SHOOTS OF MICROPHYLLOUS DWARF SHRUBS *ERICACEAE* IN THE MOUNTAINOUS TUNDRAS OF THE EASTERN KAMCHATKA

Изучены ритмы роста побегов океанических и континентальных гольцовых кустарничков сем. *Ericaceae* в восточной части Камчатского п-ова. Выяснено, что у океанических кустарничков пластохрон и периоды заложения зачатков листьев короткие, но периодов внутрипочечного роста больше (до 3—4), за лето закладывается много зачатков листьев и формирование побегов будущего года длительное. У кустарничков континентального склада пластохрон и периоды заложения листьев продолжительнее, но периодов меньше, листья закладываются в меньшем числе и формирование побегов будущего года заканчивается быстрее. Обсуждаются общие признаки и особенности ритмов роста у видов систематически близких родов — *Cassiope* и *Harrimanella*. Предполагается, что заложение зачатков листьев большими порциями и многотактные периоды заложения листьев в этом семействе — признаки производные.

В горных притихоокеанских районах Северо-Восточной Азии кустарники и кустарнички из сем. *Ericaceae* широко распространены и играют значительную роль в сложении растительного покрова. Они являются одним из основных компонентов и субдоминантами щебнистых кустарничковых тундр в гольцовом и субгольцовом поясах. Интерес к изучению этой группы объясняется значительной концентрацией в этом регионе микрофилльных кустарничков, из которых некоторые эндемичны для Камчатки, Курильских и Командорских островов. Здесь, по всей вероятности, происходила ранняя дифференциация очень специфичных родов этого семейства (Юрцев, 1968).

Одной из существенных черт приспособления растений к условиям среды является ритм их роста, который определяется характером заложения почек возобновления (Тихомиров, 1973). Сравнительное изучение формирования вегетативных побегов у представителей сем. *Ericaceae* важно для понимания способов их адаптации к экстремальным условиям, а также для истории гольцовых притихоокеанских флор.

Задачей работы было выяснение особенностей заложения побегов у гольцовых кустарничков, развивающихся в условиях короткого вегетационного периода. Эта статья является продолжением цикла работ (Шилова, 1976, 1981), в которых рассматриваются особенности ритмов роста растений Северо-Востока СССР и обсуждаются взаимосвязи между заложением зачатков листьев, их ростом, фенологическим развитием растений и погодными условиями.

Материал и методика

Объектами работы были виды, связанные близким родством, из родов *Harrimanella* и *Cassiope* (*Andromedoideae*), а также виды родов *Bryanthus* и *Phyllodoce* (*Phyllodoceoideae*) с более далекими родственными связями. Это преимущественно арктоальпийские океанические (*Harrimanella stellerana* (Pall.) Cov., *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don, *Bryanthus gmelinii* D. Don, *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab.) и континентальные циркумполярные (*Cassiope tetragona* (L.) D. Don) виды. Материал для исследования растений (кроме *C. tetragona*) собран в восточной части Камчатского п-ова в Кроноцком государственном заповеднике

(1978, 1979 гг.) в районе кальдеры вулкана Узон в субальпийском поясе, материал по *C. tetragona* собран на востоке Чукотского п-ова в 8—10 км к северо-западу от пос. Лаврентия на приморской террасе. Постоянные фенологические участки с *Harrimanella stellerana*, *Cassiope lycopodioides*, *Phyllodoce caerulea* были заложены в нижней части пологого северо-западного склона, в щебнистой кустарничковой тундре; участок с *Bryanthus gmelinii* находился поблизости от этих растений на надпойменной террасе в мелкобугорковой кустарничковой тундре; участок с *Cassiope tetragona* — на склоне приморской террасы, в кустарничковой тундре.

Одновременно изучали ритмы внутрипочечного роста, фенологическое развитие растений, продолжительность их линейного роста и величину приростов. С июля до сентября регулярно, с интервалами в 5—6 дней, были собраны верхушки вегетативных побегов для определения скорости и продолжительности формирования листовых примордиев побегов в пластохронах. Методика обработки материала подробно описана ранее (Шилова, 1976).

Лето на Камчатском и Чукотском полуостровах короткое, прохладное, часты дожди, туманы и сильные ветры. Среднесуточная температура воздуха в июле—августе, по данным метеостанции пос. Лаврентия (Чукотка), 7.3, по данным метеостанции бухты Сторож (Камчатка), — 10.7—11.7 °С; средняя многолетняя температура почвы в июле—августе — соответственно 10—12 и 11—15°. Амплитуды колебаний температуры воздуха в течение суток значительны (до 21—26°). Безморозный период на поверхности почвы продолжается 34 (пос. Лаврентия) на Чукотке и 91 день (бухта Сторож) на Камчатке. Лето 1977 г. на Чукотском и 1978 г. на п-ове Камчатка было теплее, а в 1979 г. (Камчатка) холоднее, чем обычно. В 1977 г. среднесуточная температура июля и августа оказалась выше средней многолетней за эти месяцы на 1.6 и 4.5° соответственно; в июле и августе 1979 г., напротив, температура была ниже средней многолетней на 0.7 и 0.3°. Вследствие этих особенностей погодных условий разных лет различия в температуре летних месяцев в районах, где проводили исследования в 1977 и 1979 гг., были весьма незначительными — в пределах 1 °С. Наиболее теплым и благоприятным для вегетации был 1978 год.

Предварительно отметим признаки, указывающие на специфику строения растений с очень мелкими листьями. Понятие «удлиненный побег» применительно к побегам микрофилльных растений длиной 50—70 мм до некоторой степени условно. Годичные приросты побегов таких растений обычно не превышают 20—30 мм, их листья длиною 2—3 (7) мм, а «длинные» междоузлия — чаще 300—700 мкм. Строение удлиненных, как и укороченных, побегов этих арктических и горных микрофилльных растений очень специфично и далеко не соответствует сложившимся представлениям об обычном типе строения удлиненных побегов у трав, кустарников и деревьев в других зонах. У многих из этих растений почки развиваются только в пазухе листьев срединной формации. У всех, кроме *Phyllodoce caerulea*, дифференциация годичных приростов на зоны слабо выражена: вместо трех чаще выделяются только две — нижняя и верхняя зоны годичных приростов. Настоящие почечные чешуи не образуются, почки открытые. На верхушке побега скучено много зачатков листьев (до 24—48), но только самые внутренние из них (12—27), у которых еще не начался рост междоузлий, составляют собственно почку.

Для описания внутрипочечного роста необходимо определить временные единицы разного ранга. Кроме пластохрона (Askenasy, 1880), который соответствует элементарному периоду заложения листьев, я выделяю временные единицы большего объема: Π_1 и Π_2 — периоды, в течение которых образуется бóльшая или меньшая порция листьев. Π_1 — это промежуток времени, в течение которого закладывается порция листовых зачатков, соответствующая одному двум или большему числу «квантов» фитомеров[1] или циклов[2] листовых зачатков, причем большая пауза между фитомерами первого и второго, второго и третьего и последующих смежных листовых циклов укорачивается до интервала между пластохронами. $П_2$ — промежуток времени, соответствующий длительности всех вместе взятых периодов $П_1$ за календарный год.

---

[1] По изменению длин междоузлий корневищ или столонов каждый «квант» фитомеров дает один пик («такт»); в соответствии с этим различаются «однотактные» и «многотактные» периоды (Серебрякова, 1971).

[2] Цикл листовых зачатков — верхушечная группа листовых зачатков, число которых соответствует знаменателю филлотаксической дроби.

Результаты исследования

Особенности формирования побегов у микрофилльных кустарничков. *Harrimanella stellerana* — океанический амфиберингийский вид, эндемичный для Камчатки, Курильских и Командорских островов.

Листья очень мелкие, многочисленные на годичных побегах, спирально расположенные, продолжительность их жизни 3—4 (5) лет. На удлиненных годичных побегах, достигающих в длину 15—20 мм, образуется от 16 до 58 мелких листьев. 5—12 самых мелких из них и более короткие междоузлия сосредоточены в нижней части годичных приростов. Остальные листья (2—3 мм дл.) почти не различаются между собой по размерам, междоузлия между ними — от 350 до 600 мкм. В верхней части годичных приростов, где находятся 16 листьев (от 2.2 до 1.2 мм дл.), примыкающих к почке, междоузлия короче (до 200 мкм). Ветвление идет по типу базитонии. Вследствие слабой дифференциации годичных побегов на зоны границы годичных приростов выражены не отчетливо. Почки открытые, емкостью до 36—48 листовых зачатков.

По наблюдениям на п-ове Камчатка заложение зачатков листьев у *H. stellerana* начиналось в июле и заканчивалось в середине или конце августа. За это время (37—54 дней) образовалось до 58—60 листовых примордиев, которые закладывались быстро, но неравномерно (рис. 1, *V*, *VI*). Их заложение часто происходило большими порциями от 5—12 и 15—17 до 31—33 листьев. Сопоставление результатов исследования при разном температурном режиме показало, что заложение большого числа листьев у растений этого вида в общем продолжается до 1.5—2 месяцев с амплитудой пластохрона от 6—28 ч до 2 (3) дней. Короткие периоды активного заложения листьев большими порциями чередовались с пассивными — паузами эндогенного происхождения. За один период заложения листьев (ЗЛ) длительностью от 5 до 7—12 дней закладывались листовые зачатки одного, двух (15—17, т. е. 8×2) или четырех (31—33, т. е. 8×4) листовых циклов. Паузы между периодами ЗЛ также продолжались от 5 до 7—12 дней. Из 3—4 периодов активного заложения листьев первый (в июле 1978 г.) был четырехтактным, два других в августе этого года — двухтактными; в 1979 г. ранний период ЗЛ в июле и поздний в августе были однотактными, второй — четырехтактным, а следующий за ним — двухтактным. Объем порций, заложенных за период внутрипочечного роста ($П_1$), как и общее число образовавшихся в течение лета листьев, в годы с разными погодными условиями оказались довольно сходными. В июле листья обычно появлялись быстрее, чем в августе. В связи с поздней весной и холодным летом заложение листьев в 1979 г. по сравнению с предыдущим годом шло медленнее и оказалось более растянутым. Представляет интерес то обстоятельство, что в то время как активная часть всего органогенеза при этом удлинилась почти вдвое (с 20 до 36 дней), его пассивный интервал (17—18 дней) остался без изменений. Эти факты указывают на эндогенный характер паузы. Быстро закладывались листья, которые появлялись синхронно с ростом побегов и цветением растений этого вида.

Б. А. Юрцев (1968) предполагает, что при расселении популяций типа Harrimanella к северу в атлантических районах сложились формы, исходные для *H. hypnoides* (L.) Cov. В связи с этим интересно было сравнить по типу внутрипочечного роста *H. stellerana* и производный амфиатлантический океанический вид этого рода *H. hypnoides*. Этот стержнекорневой вечнозеленый кустарничек, не встречающийся на северо-востоке Азии, был изучен ранее в тундрах Полярного Урала и Хибинских гор (Шилова, 1967). На его годичных побегах имеется до 70 очень мелких листьев. В остальном строение побегов растений этих двух видов сходно.

За 30—40 дней в июле и августе у *H. hypnoides* закладывались от 54 до 60 зачатков листьев, амплитуда пластохрона — от 4—6 ч до 2 дней. За один период

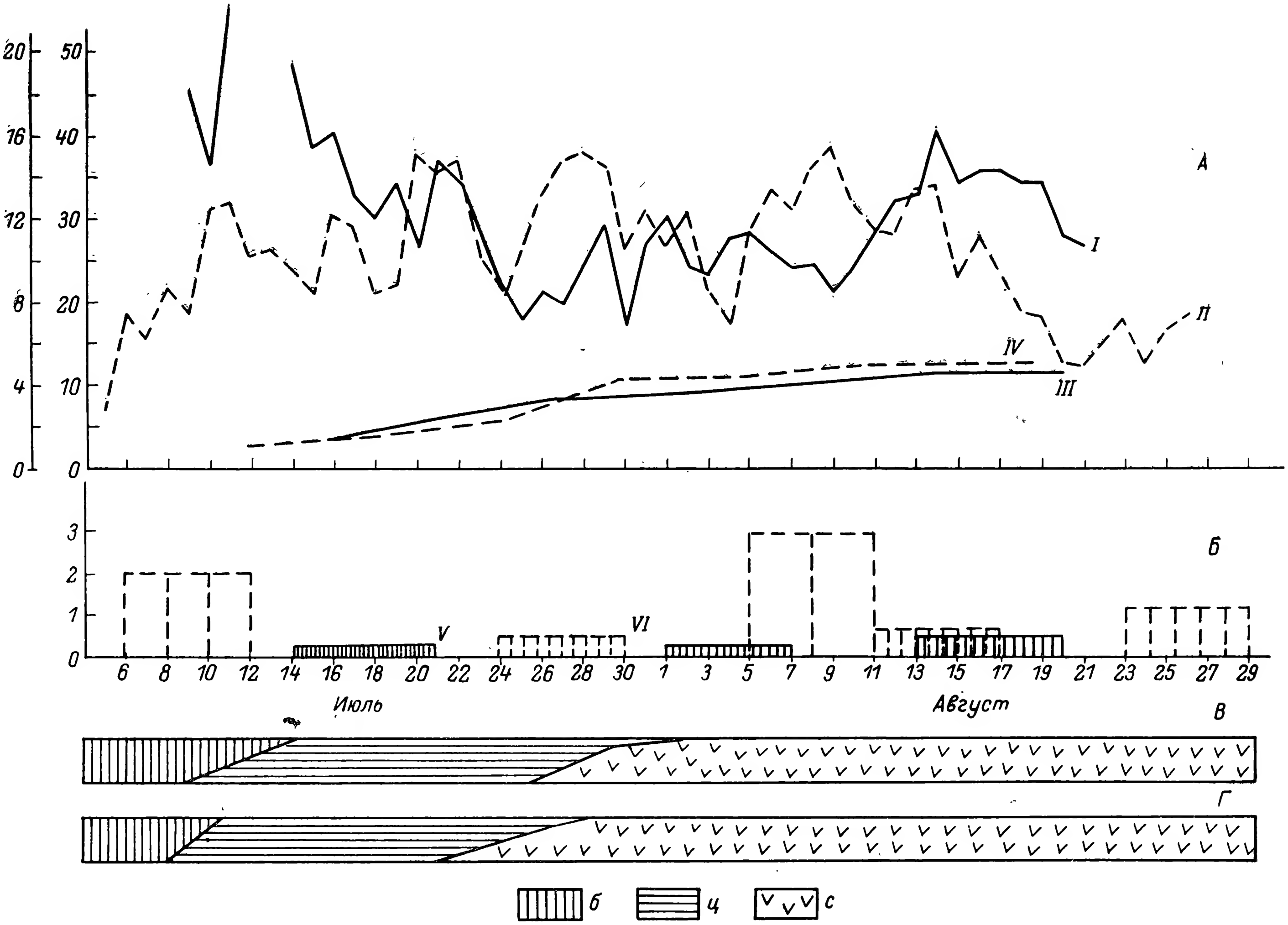


Рис. 1 Скорость заложения зачатков листьев в сопоставлении с фенологическим развитием и ростом побегов *Harrimanella stellerana*.

А — рост побегов (*III*, *IV*) в годы с разными метеорологическими условиями и ход среднесуточной температуры (*I*, *II*) на высоте 6—10 см от поверхности почвы на участке в 1978 (*I*, *III*) и в 1979 (*II*, *IV*) гг. *На оси абсцисс* — даты сбора материала, *на осях ординат* — температура, °С (*левая ось*), прирост, мм (*правая*); *Б* — изменение продолжительности пластохрона при заложении зачатков листьев (*V*, *VI*) в годы с разным температурным режимом. *На оси абсцисс* — даты сбора материала, *на оси ординат* — пластохрон, дни (число столбиков соответствует числу листьев); *V* — 1978 г., *VI* — 1979; *В* — фенологическое развитие в 1978 г.; *Г* — то же в 1979 г.; *б* — бутонизация, *ц* — цветение, с — семена незрелые.

ЗЛ продолжительностью около 3—4 недель закладывались зачатки листьев 4 листовых циклов (28—32, т. е. 7×4 или 8×4), а летом были один или два четырехтактных периода ЗЛ.

Океанический амфиберингийский и амфиатлантический виды рода *Harrimanella* сходны по числу метамеров, заложенных за период внутрипочечного роста ($П_2$), и амплитуде пластохрона. Более примитивный вид *H. stellerana* отличается от морфологически продвинутого *H. hypnoides* большим числом листьев в цикле, числом периодов ЗЛ, наличием в годичном цикле одно- и двухтактных периодов ЗЛ наряду с четырехтактными. Однако один трехнедельный четырехтактный период ЗЛ, который обычно наступает у *H. hypnoides* в августе, по времени продолжается примерно столько же, сколько у *H. stellerana* продолжаются два двухтактных периода ЗЛ вместе с недельным интервалом между ними. Сравнение особенностей ритмов внутрипочечного роста у растений этих близких видов указывает на один из возможных путей преобразования их ритмов, который имел место при расселении их популяций к северу и становлении *H. hypnoides*: объединение двух периодов ЗЛ в один с последующим выпадением пассивного разделяющего их интервала (большая пауза между вторым и третьим «тактами» укорачивается до интервала между пластохронами), двухтактные периоды ЗЛ сменяются четырехтактными, при этом число периодов ЗЛ уменьшается, пластохрон несколько удлиняется, а его амплитуда увеличивается.

Cassiope lycopodioides — амфиберингийский чукотско-западноамериканский[3] вид, эндемичный для Камчатки, Курильских и Командорских островов.

Листья очень мелкие, супротивные, вечнозеленые, живут 2 года. На удлиненных годичных побегах длиною 20—22 мм образуется 18—24 листьев. Нижние 4 более мелкие (1.5—1.7 мм), междоузлия между ними длиной до 400—500 мкм, у следующих за ними 2—4 (6) листьев закладываются цветки. Остальные листья длиной около 2 мм, междоузлия в этой части — от 500 до 1500 мкм. Каждый год от 2 до 5 побегов развиваются по типу базитонии. Границы годичных приростов удается установить лишь приблизительно по положению боковых побегов. Почки открытые, но защищены основанием листьев. В верхушечных почках — 18—22 (24) зачатков листьев.

На п-ове Камчатка со второй половины июля до второй половины августа за 30—60 дней заложилось до 24—34 листовых зачатков, амплитуда пластохрона была от 7.5—12 ч до 1—3 дней. Листья закладывались часто большими порциями по 16—18 (т. е. 4×4) и на протяжении двух активных периодов ЗЛ (от 6—12 до 30 дней), которые разделяла 6—12-дневная пауза (рис. 2). Из двух периодов ЗЛ в 1978 г. первый был четырехтактным, следующий — однотактным; в 1979 г. оба периода ЗЛ оказались многотактными. Активное заложение листовых примордиев в году продолжалось от 18 до 54 дней, пассивный интервал — 6—12. В холодное лето длительность одного активного периода ЗЛ затянулась и удлинилась почти втрое за счет того, что при более низкой температуре листья закладывались в 2—3 раза медленнее, однако пассивный промежуток между периодами почти не удлинялся. Быстро появлялись листья, которые закладывались одновременно с началом цветения и максимальным приростом побегов.

Cassiope tetragona — циркумполярный арктоальпийский вид. Длительность жизни листьев 2—3 года. 4—8 более мелких листьев характеризуют нижнюю зону приростов; 6—8 выше расположенных листьев формируют среднюю зону годичных приростов. Это наиболее крупные листья (длиной до 3—4 мм), и между ними образуются самые длинные междоузлия (длиной до 400 мкм). У 5—8 (9—10) листьев закладываются пазушные почки и цветки. Листья верхней области годичных приростов занимают промежуточное положение между нижними и средними листьями, междоузлия между ними, как и в нижней зоне, укорочены. Границы годичных приростов различаются плохо: у их основания образуются более мелкие листья (Warming, 1912). В верхушечных почках закладываются 18—22 (24) зачатков листьев.

---

[3] Все ареалы приведены по Б. А. Юрцеву (Юрцев и др., 1979).

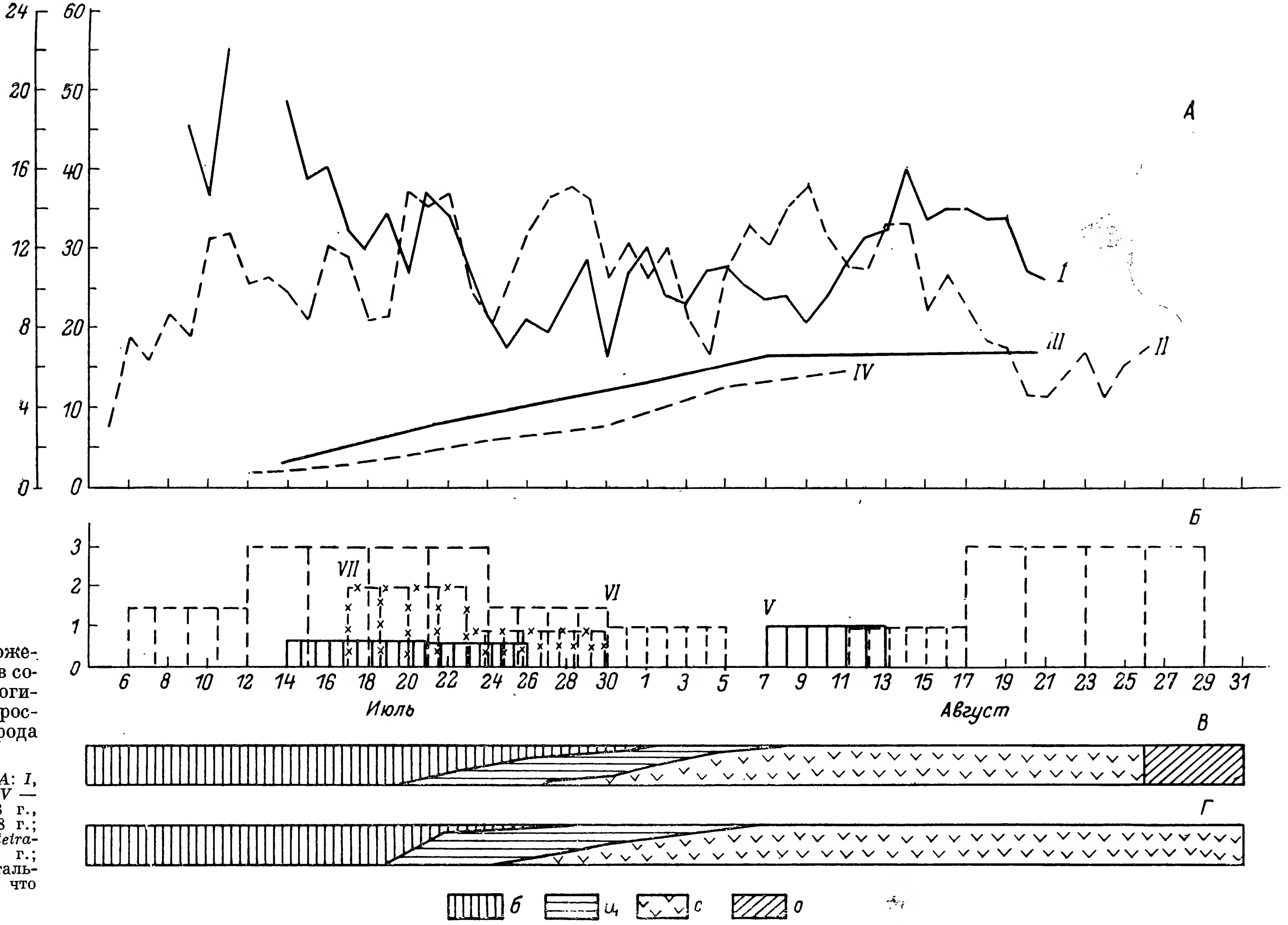


Рис. 2. Скорость заложения зачатков листьев в сопоставлении с фенологическим развитием и ростом побегов видов рода *Cassiope*.

Cassiope lycopodioides — *А*: *I*, *III* — 1978 г., *II*, *IV* — 1979 г.; *Б*: *V* — 1978 г., *VI* — 1979 г.; *В* — 1978 г.; *Г* — 1979 г.; *Cassiope tetragona* — *Б*: *VII* — 1977 г.; *о* — опадение семян. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

У растений этого вида в разных частях его ареала побеги формировались от 13 дней до 2.5 и более месяцев в году; в календарном году на конусе нарастания закладывалось от 12 до 32 листьев в течение одного или двух периодов ЗЛ, пластохрон — от 1 до 3 сут. В Хибинских горах, в условиях с более длительным и теплым вегетационным периодом, выявлены 2 активных четырех- или шеститактных периода ЗЛ (16—24, т. е. 4×4 или 4×6), продолжавшихся 30—38 дней, всего образовалось до 24 листьев, амплитуда пластохрона — от 1 до 3 сут. В тундрах Чукотского п-ова, для которых характерно короткое прохладное лето, листья закладывались одной порцией около 2 недель; за один трехтактный период ЗЛ появилось до 12 листьев (т. е. 4×3), пластохрон был — 21—36 ч (рис. 2, *VII*).

Заложение листьев у *C. tetragona* в более благоприятных условиях Хибин отчасти сходно с заложением листьев у *C. lycopodioides* на п-ове Камчатка, особенно в годы, когда бывает более прохладное лето. Однако у *C. lycopodioides* периоды ЗЛ обычно четырехтактные, тогда как у *C. tetragona* они могут быть трех-, четырех- или шеститактными. Длительность заложения листьев у *C. tetragona* на Чукотке почти совпадает с одним коротким 12-дневным периодом ЗЛ у *C. lycopodioides*, в течение которого появляются 16—18 листьев.

У северо-восточных популяций *C. tetragona* в отличие от северо-западных популяций этого вида продолжительность активного заложения листьев в году меньше почти в 2 раза вследствие выпадения одного периода роста; при этом на конусе нарастания закладывалось почти вдвое меньше листьев.

Сопоставление роста растений *C. lycopodioides* и *Harrimanella stellerana* показало, что у *Cassiope lycopodioides* образуется листьев меньше, а пластохрон их длиннее; паузы между заложением первой и следующих порций листьев обычно наступали позднее.

Более сжатый период роста побегов наблюдается у потомков субокеанического азиатского высокогорного типа[4] — Cassiope; растянутый внутрипочечный рост присущ потомкам первично океанического типа — Harrimanella. У представителя вторичноокеанической ветви рода *Cassiope* — *C. lycopodioides* — выявлены признаки, сближающие его с обоими, но ближе он к Cassiope.

Bryanthus gmelinii — амфиберингийский вид, эндемичный для Камчатки, Курильских и Командорских островов.

Листья очень мелкие (до 3 мм), многочисленные на годичных приростах и спирально расположенные, вечнозеленые, функционируют 2 (3) года. Удлиненные годичные побеги длиной до 30 мм, с 24—36 листьями. В нижней части приростов находятся 3—5 самых мелких (1.1—2.5 мм дл.), раньше других засыхающих листьев, междоузлия в этой зоне короткие (не более 200—250 мкм). Остальные листья годичных побегов крупные (3—4 мм), и междоузлия между ними разрастаются несколько больше (от 400 до 1500 мкм). В самой верхней части приростов, где находятся 6—12 мелких листьев (длиною 1.5—2 мм), междоузлия более короткие. Пазушные почки образуются почти у всех листьев, они открытые, но прикрыты основаниями листьев. Верхушечные почки емкостью 18—24 листовых зачатков, из которых только 15—16 внутренних составляют настоящую почку.

У *B. gmelinii* на п-ове Камчатка с июля до 3-й декады августа в течение 18—42 дней закладывались зачатки листьев (до 36), они появлялись двумя или тремя порциями (рис. 3) со скоростью от 12 ч до 2—3 дней. Двух- и трехтактные (12, т. е. 6×2; 17, т. е. 6×3) периоды ЗЛ, как и чередовавшиеся с ними эндогенные паузы, продолжались от 6 до 12 дней. В 1979 г. отмечены 3 двухтактных периода ЗЛ. В календарном году активное заложение листьев продолжалось 18—24 дня, пассивная часть — 12—18.

В 1979 г. по сравнению с предшествующим годом заложение листьев было более медленным и растянутым. *B. gmelinii* сходен с *Harrimanella stellerana* по продолжительности первого и третьего активных периодов ЗЛ, которые, как и паузы, начинались и заканчивались у них почти синхронно, но у *Bryanthus gmelinii* периодов ЗЛ ($П_1$) было меньше, листьев в цикле меньше и их заложение скорее заканчивалось.

---

[4] Понятие об экологических типах этих растений заимствовано из работы Юрцева (1968).

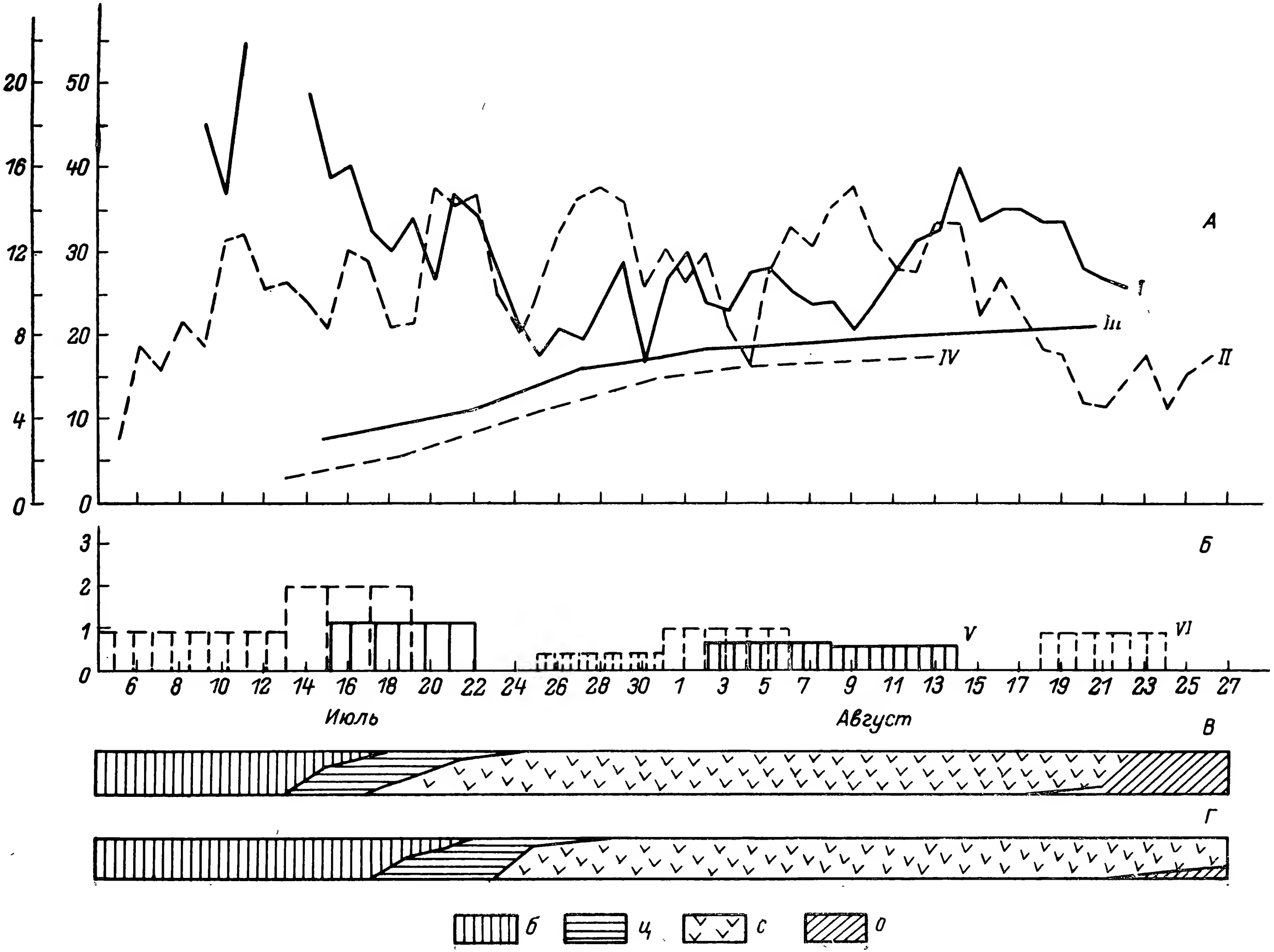


Рис. 4. Скорость заложения зачатков листьев, фенологическое развитие и рост побегов *Phyllodoce caerulea*.

о — опадение семян. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Phyllodoce caerulea — почти циркумполярный амфиокеанический вид. Листья вечнозеленые, функционируют 2—3 (4) года. По положению первых шести мелких «чешуевидных» листьев, которые находятся в нижней части годичных приростов, можно определить возраст скелетных ветвей. На годичных побегах длиною 12—30 мм различаются 3 части. В нижней зоне, где находятся 6—9 «чешуй»[5] (длиной 2—3 мм), междоузлия очень короткие (250—350 мкм) и узлы сильно сближены. Выше их расположены 3—5 более развитых листьев (длиною 3—7 мм), междоузлия в этой части побега от 750 до 1400 мкм; в верхней самой длинной зоне за 9—18 листьями (9—10 мм дл.) следуют 7—11 более мелких (от 7—8 до 4—5 мм). Здесь междоузлия короткие (до 500 мкм). Только у верхних листьев, которые скучены около верхушки, развиваются пазушные почки. На верхушке многолетних ветвей к осени сосредоточено до 45 листовых зачатков.

В 1978 и 1979 гг. на п-ове Камчатка с середины июля до конца августа за 44—50 дней заложилось до 27—42 листовых примордиев, амплитуда пластохрона была от 9.6 ч до 2 (6—7) дней. Листья закладывались в течение двух или трех периодов (рис. 4), которые были одно- (7 листьев), двух- (13, т. е. 7×2) или трехтактными (19—21, т. е. 7×3) и продолжались от 6—7 до 12—18 (21) дней, паузы — 5—7 дней. Активная часть органогенеза (от 32 до 40 (54) дней) в году значительно отличалась от пассивной (от 12 до 18—25 дней). Из двух периодов ЗЛ в 1978 г. первый был одно-, второй — трехтактным; в 1979 г. последний период был однотактным.

В целом можно отметить, что у растений этого вида заложение листьев происходило неравномерно, двумя-тремя большими порциями из 6—7, 14—15, 19—21 листьев. Однотактные периоды ЗЛ выявлены в начале или конце лета, двух- и трехтактные — наступали в середине лета. Наиболее интенсивное заложение листьев отмечено в конце июля и в начале августа после цветения и одновременно с уменьшением размеров приростов побегов. При благоприятных условиях за 12 дней появлялось до 19—21 листьев. При ухудшении условий активное заложение листьев затягивалось и пластохрон удлинялся.

Полученные данные позволили отметить признаки, указывающие на сходство ритмов *Phyllodoce caerulea* и *Harrimanella stellerana* (по числу листьев и периодов ЗЛ) и присоединиться к мнению R. Good (1926) о том, что дифференциация океанических родов *Harrimanella* и *Phyllodoce*, как, вероятно, и *Bryanthus*, является результатом параллельного развития в разных филогенетических линиях.

Особенности строения и роста побегов, специфичные для растений с мелкими листьями, рассмотрены раньше на примере *Rhododendron aureum* Georgi (Шилова, 1981). У растений этого вида заложение 10—17 листовых зачатков продолжалось от 30 до 50 дней с длинным пластохроном (1.5—5 дней) и пассивными 6—12-дневными интервалами в августе. Листья появлялись в течение одного или нескольких периодов ЗЛ, в июле они были двухтактными (10—11, т. е. 5×2), в августе однотактными; активное заложение листьев продолжалось около 30—35 дней в году, паузы — от 6 до 12 дней. Во время интенсивного прироста побегов заложение листьев замедлялось.

В результате исследования родов *Harrimanella*, *Cassiope*, *Bryanthus*, *Phyllodoce* (растений одного вида в популяциях из разных частей ареала, растений разных видов как с более глубокими родственными связями, так и удаленных систематически, в годы с разными метеорологическими условиями) выявлены черты, общие для гольцовых кустарничков. У них заложение листьев в году идет несколькими большими порциями, периоды ЗЛ часто многотактные: 6—12 (18)-дневные, активная часть органогенеза в течение лета — 18—20-дневная, пассивная — до 12—18 дней, видимый рост продолжается от 2 до 3 недель. Наиболее стабильным признаком ритмов роста вересковых является продолжительность одного активного периода ЗЛ ($П_1$) — от 12 (*Cassiope lycopodioides*, *C. tetragona*, *Harrimanella stellerana*, *Phyllodoce caerulea*) до 18 дней (*Bryanthus gmelinii*, *Rhododendron aureum*). Однотактные (из 3—5 и меньшего числа листьев) периоды ЗЛ наблюдались преимущественно во второй половине августа 1979 г.

---

[5] Мелкие низовые листья, похожие на чешуи и катафиллы.

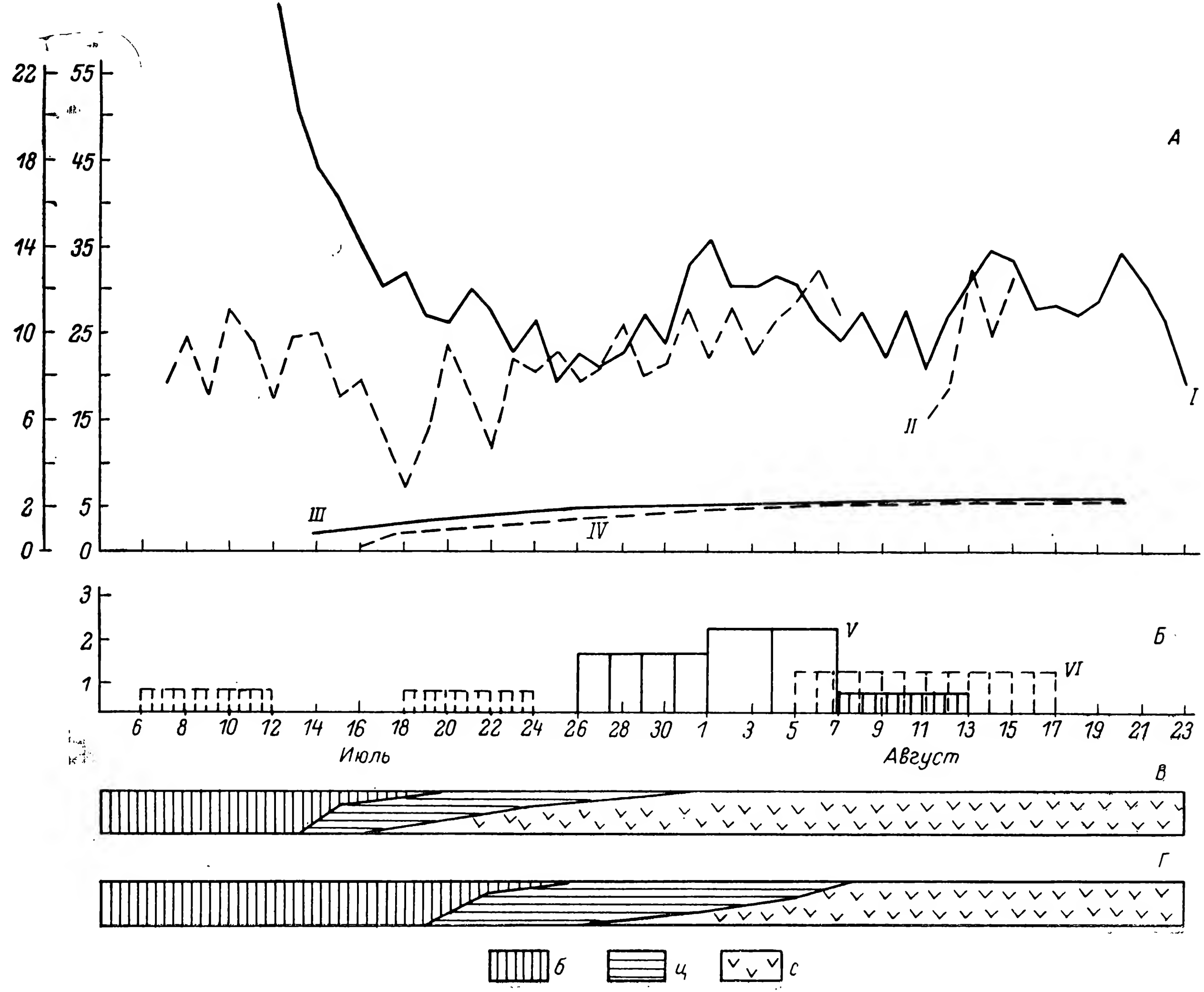


Рис. 3. Скорость заложения зачатков листьев, фенологическое развитие и рост побегов *Bryanthus gmelinii*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Заложение небольшими порциями, по числу листьев приближающимися к числу метамеров одного цикла, указывает на то, что какие-то факторы (еще не выясненные) затормозили активность внутрипочечного роста. У популяций из умеренно благоприятных условий, особенно в середине лета, выявлены многотактные (четырех- и шеститактные) периоды ЗЛ; при ухудшении условий они разбивались на более мелкие порции.

Понижение температуры летом 1979 г. сопровождалось удлинением пластохрона и активного заложения листьев в 2—3 раза, однако при этом различия между видами выявились лучше. Разница в продолжительности активного заложения листьев, по-видимому, указывает, что реакция видов на понижение температуры неодинакова. На фоне неблагоприятных условий амплитуда по продолжительности заложения побегов у растений разных видов по сравнению с предшествующим годом стала больше.

Растения этих видов отличаются числом листовых зачатков, числом периодов ЗЛ, пластохроном, емкостью порций листьев, заложенных за период. Более короткий пластохрон отмечен у *Harrimanella stellerana*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*. Особенно четко очерчены признаки океанических кустарничков. Хотя пластохрон и периоды ЗЛ у них короткие, но последних бывает больше (до 3—4), за лето закладывается много листьев и заложение побегов в календарном году длительное. Сопоставление числа и продолжительности периодов внутрипочечного и видимого роста приводит к убеждению, что у форм, ставших исходными для растений этого типа в прошлом, в течение года, по всей вероятности, был не один, а 2 или 3 периода видимого роста: после каждого периода внутрипочечного роста начинался видимый рост.

У континентальных гольцовых кустарничков периодов ЗЛ меньше, листья закладываются медленнее, но их мало и формирование побегов заканчивается скорее. Высокогорные растения континентального склада типа Cassiope с очень мелкими листьями, как и растения с мелкими листьями (*Rhododendron aureum*), отчасти сходны и характеризуются тем, что листьев у них закладывается меньше и побеги будущего года формируются за более короткое время, чем у океанических растений типа Harrimanella, причем часть листьев закладывается на несколько лет вперед. Однако существенные различия в формировании побегов растений с мелкими и очень мелкими листьями (по длине пластохрона, числу активных периодов ЗЛ и заложенных листьев) отражают их большую специфику и указывают на то, что их адаптация к условиям севера, очевидно, шла разными путями. Первичная дифференциация океанических микрофилльных, континентальных микрофилльных и растений с мелкими листьями происходила, по-видимому, на фоне разной длины вегетационного периода. Один или два периода внутрипочечного роста и двухтактные периоды ЗЛ ($П_1$) являются более примитивными признаками ритма для растений семейства вересковых. Позднее в эволюции могли быть приобретены такие производные признаки, как заложение листьев большими порциями и многотактные периоды ЗЛ ($П_1$). Формирование растений с 3—4 активными периодами внутрипочечного роста в году, исходных для типов океанических микрофилльных кустарничков, происходило еще в достаточно благоприятных условиях с относительно длительным и теплым летом. Позднее при их дальнейшем продвижении на север в высоких широтах у их потомков периоды внутрипочечного роста вторично стали двухтактными и их стало меньше. У всех микрофилльных вересковых слабый видимый рост побегов в длину сочетается с более высокой активностью процессов внутрипочечного роста. Эта компенсация приспособительного характера в большей степени выражена у видов родов *Harrimanella* и *Phyllodoce* (в цикле 7—8 листьев, до 3—4 периодов ЗЛ в году, четырехтактность) и меньше проявляется у видов родов *Cassiope* и *Bryanthus*.

ЛИТЕРАТУРА

Пояркова А. И. Ericaceae DC. — В кн.: Флора СССР, т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 22—93. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Тихомиров Б. А.* Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера. — В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973, с. 288—297. — *Шилова Н. В.* Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. Л.: Наука, 1967. 62 с. — *Шилова Н. В.* Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) о. Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 5, с. 644—652. — *Шилова Н. В.* О формировании почек у некоторых видов рододендрона (*Ericaceae*) в тундрах Чукотки и Камчатки. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1245—1253. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.*, *Королева Т. М.*, *Разживин В. Ю.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 2. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, № 6, с. 74—83. — *Askenasy E.* Über eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachstumintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. — Verh. Naturhist.-Med. Vereins Heidelberg, 1880, Bd 2, S. 70—153. — *Good R. D. O.* The genera *Phyllodoce* and *Cassiope*. — J. of Bot., 1926, vol. LXIV, p. 1—10. — *Warming E.* *Ericinae* (*Ericaceae*, *Pirolaceae*). Morphology and biology: The structure and biology of arctic flowering plants. — Med. øm Grønland, 1912, vol. 36, p. 1—71.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 I 1983.

SUMMARY

The initiation and shoot growth of the microphyllous dwarf shrubs (*Ericaceae*) of Kamchatka were studied. Oceanic dwarf shrubs as compared to the continental ones are characterized by the shorter plastochron and shorter periods of leaf initiation, though number of periods increased (3—4), which results in the greater number of leaves and continued initiation of next season shoots. Continental dwarf shrubs are characterized by longer plastochron (slower rate of leaf initiation) and longer periods of leaf initiation, by smaller number of periods (1—2) which results in smaller number of leaves and shorter period of initiation of next season shoots. The common characters and peculiarities of shoot growth patterns in the closely allied species of the genera *Cassiope* and *Harrimanella* are discussed. The leaf initiation in large portions and numerous active periods when leaf primordia belonging to 3 or 4 leaf cycles initiate are considered as secondary characters in plants of this family.

УДК 581.4 : 582.542.1

Н. Г. Рытова

ПАЗУШНАЯ МЕРИСТЕМА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ У ВИДОВ РОДА *CLEISTOGENES* (*POACEAE*) ПО ДАННЫМ СЭМ (КОЛОНИАЛЬНЫЙ И ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ТЕЛА РАСТЕНИЯ)

N. G. RYTOVA. SCANNING ELECTRON MICROSCOPE STUDIES OF AXILLARY MERISTEM AND ITS DERIVATIVES IN THE SPECIES OF THE GENUS *CLEISTOGENES* (*POACEAE*) (COLONIAL AND ORGANISMIC LEVELS OF ORGANIZATION OF THE PLANT BODY)

Кроме верхушечного соцветия, в пазухах верхних и средних листьев побега *Cleistogenes serotina* имеются веточки с клейстогамными цветками, а в пазухах нескольких нижних листьев — вегетативные почки. Установлено, что вегетативные почки и репродуктивные веточки развиваются из общего зачатка — пазушной меристемы, которая возникает как широкий вырост при основании листового зачатка под местом соединения его краев. При развитии боковой почки на верхнем крае пазушной меристемы близко друг к другу появляются две поперечные бороздки. Углубляясь, они вычленяют небольшую среднюю часть, которая функционирует затем как апекс бокового побега, остальная часть пазушной меристемы образует зачаток профилла. При формировании репродуктивной веточки бороздки закладываются дальше друг от друга, вычленяют крупную среднюю часть, которая развивается в репродуктивные органы. Две небольшие боковые доли развиваются в чешуи, напоминающие кили профилла. В пазухах верхних листьев и брактей репродуктивные веточки образуются из всей пазушной меристемы. На этом основании пазушная меристема рассматривается как репродуктивная меристема, а профилл и апикальная меристема боковой почки — как производные репродуктивной меристемы. Выделена структурная единица тела растения — фитоид. У злаков фитоид состоит из двух ветвей — вегетативной (лист с междоузлием) и репродуктивной (репродуктивная веточка или ее гомологи — профилл и апекс). Обсуждаются колониальная организация тела растения и ее возможное происхождение.

Виды рода *Cleistogenes* Keng (*Poaceae*), и в частности *C. serotina* (L.) Keng, интересны тем, что, кроме общего соцветия — метелки, которым завершается репродуктивный побег, в пазухах верхних стеблевых листьев этого побега формируются веточки с несколькими одно- или немногоцветковыми колосками, в пазухах листьев в средней части побега обычны одноцветковые колоски, в пазухах листьев при основании побега образуются вегетативные боковые почки. Следовательно, в пределах одного побега можно наблюдать все переходы от вегетативной почки к пазушному колоску, затем к пазушной веточке с несколькими колосками и к верхушечному соцветию.

Исследование имело целью выявить различия в развитии пазушных меристем у видов рода *Cleistogenes* при образовании вегетативной почки и репродуктивных органов и попытаться установить взаимосвязь вегетативных и репродуктивных органов у злаков. Кроме того, необходимо было показать еще раз средствами сканирующей электронной микроскопии, что пазушная меристема не может рассматриваться как апикальная меристема бокового побега, как это принято в современных руководствах по анатомии растений (Эзау, 1980 : 298), а также в опубликованной относительно недавно работе R. Williams с соавторами (1975). Проведенное ранее морфометрическое изучение пазушных и апикальных меристем на продольных срезах через верхушку побега *Festuca pratensis* Huds. (Рытова, 1982) показало существенные различия их по форме и размерам. Было установлено также, что пазушная меристема претерпевает сложное развитие, связанное с расчленением ее на апикальную меристему будущего бокового побега и зачаток профилла (предлиста). Образование нового апекса и зачатка профилла начинается с появления бороздки и все более глубокого ее проникновения в тело пазушной меристемы. Этот же способ расчленения пазушной меристемы будет показан и для видов рода *Cleistogenes*.

Материалы и методы

Растения *C. serotina* собраны в Крыму в 1982 г. в несколько сроков (5 III, 30 V, 4 VI, 22 IX) на каменистой осыпи горы Аю-даг. Кроме растущих побегов, были взяты в гербарий хорошо сохранившиеся репродуктивные побеги 1981 г. Верхушки побегов препарировали под бинокуляром, обнажая пазушные меристемы и их производные — репродуктивные образования или вегетативные почки в разные моменты их развития. Подготовленные таким образом объекты фиксировали в смеси формалина, уксусной кислоты и спирта (FAA), затем обезвоживали в серии спиртов и проводили через изоамилацетат+спирт в чистый изоамилацетат. Образцы из изоамилацетата высушивали в приборе НСР-2 при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на латунные столики и напыливали золотом. Исследование выполнено в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) на микроскопе ISM-35C.

У образцов разных сроков сбора определен зачаток листа, при основании которого появляется пазушная меристема, т. е. определен пластохрон, в котором она закладывается. При морфологическом анализе и по микрографиям сопоставлено строение пазушных образований на последовательных метамерах верхушки побега, что позволило судить об относительной скорости морфогенетических процессов при формировании репродуктивных веточек и вегетативных почек. Рисунки боковых почек и пазушных репродуктивных веточек с зерновками сделаны с гербарных образцов с помощью рисовального аппарата РА-I.

Для исследования на сканирующем электронном микроскопе были использованы также образцы *C. songorica* (Roshev.) Ohwi и *C. squarrosa* (Trin.) Keng из сборов совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, любезно предоставленные мне сотрудниками отдела геоботаники БИНа И. В. Борисовой и Т. А. Поповой. Развитие пазушных меристем у всех трех исследованных видов оказалось сходным. Ниже рассмотрены данные о развитии *C. serotina*, так как образцы этого вида представлены более полно.

Результаты исследования

У *C. serotina* побеги текущего года появляются из почек при основании прошлогоднего репродуктивного побега, в зоне укороченных междоузлий последнего. Почки трогаются в рост поздней осенью или ранней весной, образуя тонкие корневища, покрытые чешуями. По мере усиления роста формируется несколько более толстых междоузлий с почками в пазухах чешуй. Дочерние почки трогаются в рост через год, повторяя цикл развития и строение материнского побега (рис. 1). Ортотропная часть побега имеет 15—18 удлиненных междоузлий с настоящими листьями и достигает 80—90 см в длину. В пазухах 3—4 нижних листьев находятся вегетативные почки, в пазухах всех остальных — одно- или многоколосковые репродуктивные веточки с клейстогамными цветками. Верхушка побега заканчивается коротким (6—8 см) метельчатым соцветием.

На рис. 2 представлено строение наиболее характерных пазушных образований одного побега. Боковая почка покрыта хорошо развитым профиллом. Спинка профилла плотно прилегает к междоузлию материнского побега, а пленчатые края заходят друг на друга, закрывая почку (рис. 2, *3*). Верхушка у некоторых профиллов цельная, у других раздвоена на глубину 1—2 мм. При прорастании почки профилл остается при основании бокового побега (рис. 2, *4*). Если в пазухе листа расположен одиночный колосок, как, например, у 5-го листа, то по сторонам его находятся две узкие килеватые чешуи, напоминающие остатки профилла (рис. 2, *5*). Длина и форма этих чешуй различна: они могут быть длиннее колоска, равны ему или составлять около половины его

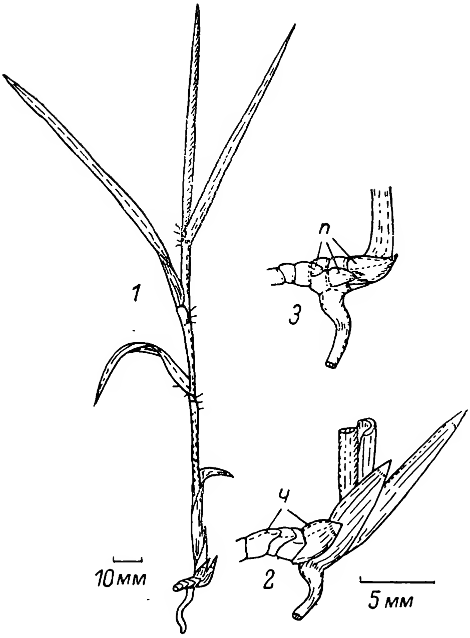


Рис. 1. Весенний побег *Cleistogenes serotina*.

1 — общий вид побега; *2* — корневище, покрытое чешуями (*ч*); *3* — то же, чешуи удалены, видны почки возобновления будущего года (*п*).

длины. Такие же чешуи находятся при основании нескольких нижних репродуктивных веточек (рис. 2, *10*). У веточек, расположенных выше по стеблю, на месте одной чешуи, обычно со стороны самой веточки, находится пучок длинных бесцветных волосков (рис. 2, *11*). Со стороны нижнего колоска сохраняется килеватый вырост, который, однако, становится совсем тонким, пленчатым. Выше по стеблю и здесь развивается пучок бесцветных волосков (рис. 2, *14*). По мере того, как репродуктивные веточки усиливаются (появляются боковые ответвления, возрастает общее число колосков на них), становятся все менее развитыми и исчезают совсем пленчатые выросты и волоски при их основании (рис. 2, *15*).

Репродуктивные пазушные образования также довольно разнообразны: они представлены или одним колоском или веточкой с несколькими колосками; веточка в свою очередь может давать ответвления, которые отходят под 1—3 колосками и сами несут 1—2 колоска.

Особенности строения пазушных образований побега свидетельствуют об определенных различиях в ходе их начального морфогенеза.

Развитие пазушных меристем в репродуктивные веточки по данным СЭМ. Исследовались верхушечные почки растущих побегов с 5—6 листьями, подобные побегу, изображенному на рис. 1, а также с бо́льшим числом развернувшихся листьев.

На микрографиях (рис. 3 — см. вклейку) можно видеть, что пазушная меристема появляется как широкий плоский вырост при основании листового зачатка длиной около 0.3 мм, непосредственно под местом захождения друг на друга краев его листовой пластинки (рис. 3, *1*). Под этим листовым зачатком обнаруживаются еще 4: один в виде незамкнутого колпачка окружает верхушку побега, следующий также имеет вид незамкнутого колпачка, но меньшей величины, а самые молодые зачатки в виде валиков разной величины находятся с боков апикальной меристемы побега (рис. 3, *2*). В данном примере пазушная меристема появляется при основании 5-го сверху листового зачатка, на значительном расстоянии от апикальной меристемы и вне прямой связи с ней.

Если сравнить пазушную меристему с апикальной меристемой материнского побега (рис. 3, *2*), то станет очевидным, что по форме и размерам пазушная меристема существенно отличается от апикальной меристемы. Пазушная меристема представляет собой относительно крупное плоское образование с округлым верхним краем. Апекс материнского побега имеет значительно меньшие размеры и куполообразную форму.

Пазушная меристема быстро растет, сохраняя форму округлого сверху и плоского язычка. В начале следующего пластохрона ее ширина и высота увеличиваются почти вдвое, а на верхнем крае ближе к бокам обозначаются один за другим два прогиба. В результате округлый верхний край становится слабо трехлопастным (рис. 3, *2*, *4*). В углублениях появляются 2 пары супротивно расположенных и сжатых с боков клеток, которые образуют дно углубления (рис. 3, *8*). Если у серии пазушных меристем сравнить расстояние от их основания до дна бороздок, то нетрудно обнаружить, что оно уменьшается по мере роста и расчленения пазушной меристемы (рис. 3, *4*—*6*). Этот факт заставляет предположить, что одновременно с ростом пазушных меристем углубляются бороздки, расчленяющие их на отдельные зачатки. По-видимому, смежные

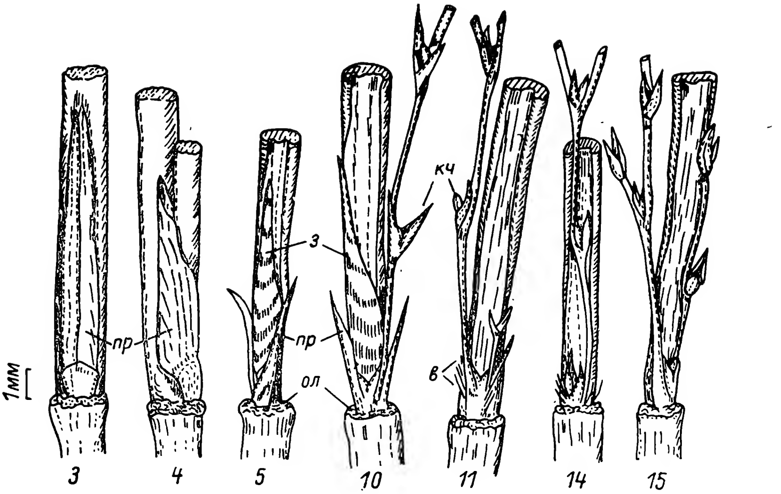


Рис. 2. Строение зрелых пазушных образований одного репродуктивного побега у *Cleistogenes serotina*.

з — боковая почка в пазухе 3-го листа; *4* — боковой побег в пазухе 4-го листа; *5* — одиночная зерновка в пазухе 5-го листа; *10*, *11*, *14* — репродуктивные веточки в пазухах 10-го, 11-го и 14-го листьев побега, видна постепенная редукция профиллов; *15* — репродуктивные веточки в пазухе 15-го листа, профиллов нет. *пр* — профилл и его рудименты, *в* — волоски на месте профилла, *ол* — основание удаленного кроющего листа, *кч* — колосковые чешуи, *з* — зерновка.

стенки парных клеток на дне бороздок расходятся по срединным пластинкам и образуются межклетные пространства — полости, разъединяющие пазушную меристему на отдельные зачатки. Вычленившись, средняя часть пазушной меристемы продолжает быстро расти. Следующая бороздка закладывается на стороне первой, и начинается отделение нового зачатка (рис. 3, *6*). Затем то же повторяется на противоположной стороне, но бороздка закладывается чуть выше. На микрографии (рис. 3, *1*) зафиксирован момент, когда появляется очередная 4-я бороздка на более длинной стороне верхней доли пазушной меристемы.

Если сравнить апикальную меристему с примордиями листьев и пазушную меристему с боковыми зачатками (рис. 3, *1*, *4—6*), то станет очевидным, что они различаются не только по форме и размерам, но и по способу образования новых зачатков.

Плоская пазушная меристема — цельная или с едва намечающейся первой бороздкой — и пазушная меристема с 5 лопастями (рис. 3, *1*) обнаруживаются при основаниях двух соседних растущих листьев побега. Ниже находится лист, при основании которого уже видны зачатки колосков и цветков. Все это свидетельствует о большой скорости ростовых и морфогенетических процессов при формировании репродуктивных органов у *C. serotina*. В это же время на побеге разворачиваются настоящие листья и удлиняются междоузлия под ними. Выше по побегу пазушная меристема появляется при основаниях листовых зачатков, имеющих вид незамкнутых колпачков, а затем еще раньше, в пазухах брактей (рис. 3, *3*). Сравнение зрелых пазушных репродуктивных образований (рис. 2) с пазушной меристемой, претерпевшей расчленение на 3 неравные доли, показывает, что из средней доли могут развиться единственный колосок или веточка с несколькими колосками. Из боковых долей пазушной меристемы могут развиться чешуи, напоминающие кили профилла, или веточки с несколькими колосками, и тогда вся пазушная меристема идет на образование репродуктивных веточек. Веточки в одном узле верхушечного соцветия также образуются из всего меристематического бугорка в пазухе брактеи. Таким образом, пазушная меристема, судя по ее производным, является репродуктивной меристемой.

Развитие пазушных меристем в вегетативные боковые почки. Выше отмечалось, что у растений мало вегетативных почек и формируются они, видимо, только ранней весной, в начале роста почек возобновления (рис. 4, *1* — см. вклейку). Пазушная меристема, из которой развивается боковая почка, закладывается при основании 5-го—6-го листовых зачатков, считая от последнего появившегося на апексе. Через 1—2 пластохрона пазушная меристема имеет вид широкой складки с довольно ровным верхним краем (рис. 4, *2*). Поперечные бороздки одна за другой появляются на верхнем крае зачатка, вычленяя относительно небольшую среднюю часть (рис. 4, *3*, *4*). На стороне пазушной меристемы, прилегающей к побегу, бороздки соединяются в общую полость. Эта полость отделяет среднюю часть зачатка от спинки будущего профилла (рис. 4, *5*). Спереди бороздки соединяются примерно на половине высоты пазушной меристемы (рис. 4, *4*, *8*). Одновременно с ростом пазушной меристемы углубляется образовавшаяся полость. На рис. 4, *9* видно, что дно полости на всем протяжении образовано попарно расположенными клетками. Клетки вытянуты вдоль полости, свободные их стенки сильно выдаются вверх, как если бы клетки были сжаты с боков. Смежные стенки клеток, по-видимому, расходятся по срединной пластинке, и образуется общее межклеточное пространство, которое и расчленяет цельную вначале пазушную меристему на среднюю часть и боковые доли, соединенные с адаксиальной стороны. Крупные боковые доли постепенно обрастают краями среднюю часть, которая как бы погружается в них, становится куполообразной и начинает функционировать как апикальная меристема нового бокового побега. До полного смыкания над ней краев профилла можно видеть зачаток 1-го листа (рис. 4, *7*). Все эти последовательные изменения — от появления пазушной меристемы до смыкания краев профилла над новым апексом — наблюдаются при основаниях 5-го—9-го листовых зачатков, считая от последнего заложившегося на апексе, в растущей почке возобновления. В это время у растения формируются чешуевидные и переходные листья, т. е. пазушная меристема преобразуется в зачаток профилла и апекс при меньшей скорости роста растения, чем при развитии ее в репродуктивные веточки.

Таким образом, при формировании боковой почки значительная часть пазушной, а точнее репродуктивной меристемы образует зачаток профилла, который является, следовательно, рудиментом репродуктивных органов и их гомологом. Верхушечная, или апикальная, меристема бокового побега представляет собой активный остаток репродуктивной меристемы.

Обсуждение

Развитие пазушной меристемы в репродуктивную веточку или боковую почку схематически представлено на рис. 5. Можно видеть, что способ расчленения пазушной меристемы одинаков при образовании как профилла и апекса, так и репродуктивных органов. В том и другом случаях пазушная меристема разделяется на доли, начиная от верхнего края по направлению к основанию, в результате появления борозд, которые углубляются в полости. Образовавшиеся средняя и боковые доли различаются лишь по относительным размерам, что и определяет их дальнейшее развитие. Если средняя доля оказывается крупнее, то она обгоняет в росте боковые, сохраняет уплощенную форму и продолжает расчленяться таким же способом, образуя зачатки репродуктивных органов. Если боковые доли оказываются крупнее, то они обгоняют в росте среднюю и окружают ее со всех сторон. В этих условиях средняя доля репродуктивной меристемы начинает функционировать как апикальная меристема нового бокового побега.

Расчленение репродуктивной меристемы на доли представляет собой верхушечное ветвление. Зачаток профилла и апекс также возникают в результате верхушечного ветвления, но ветвления крайне редуцированного. Их появление представляет собой переход от верхушечного к боковому ветвлению, а именно переход от формирования репродуктивных органов к образованию «побега» (по крайней мере у злаков и других однодольных, имеющих двукилеватый профилл в основании боковых побегов).

На новом апексе один за другим появляются листовые примордии, а через 4—5 пластохронов при основании каждого листового зачатка возникает вырост — пазушная меристема. Пазушная меристема развивается в репродуктивные органы, или при слабом росте растения значительная ее часть образует

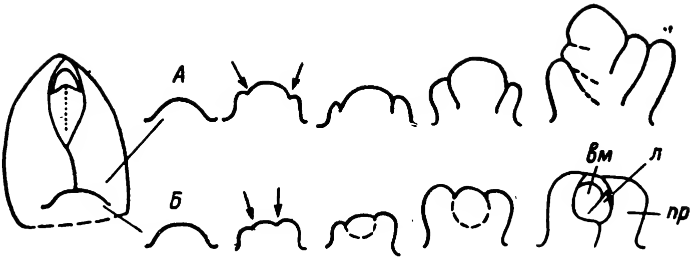


Рис. 5. Схема развития пазушной меристемы в репродуктивную веточку (*А*) или боковую почку (*Б*) у *Cleistogenes serotina*.

Обозначения, как на рис. 3, 4.

зачаток «профилла». Небольшая средняя часть долго сохраняет способность к росту, на ней один за другим возникают «листовые примордии», при их основании появляются репродуктивные («пазушные») меристемы и т. д. — ход морфогенеза многократно повторяется.

Зачаток, возникающий на апексе, вместе с выростом при его основании рассматривается здесь как структурная единица тела растения — фитоид. Та часть фитоида, которая первой возникает на апексе и развивается в «лист» и его «междоузлие», рассматривается как вегетативная ветвь фитоида. Вырост при основании растущей вегетативной ветви и его производные — репродуктивная веточка или «профилл» и «апекс» — трактуются как репродуктивная ветвь фитоида или ее гомологи.

Репродуктивный побег *C. serotina* представляет собой с этой точки зрения колонию фитоидов, производных одной «апикальной меристемы» (рис. 6). Фитоиды в нижней части колонии образуют «профилл» и новую «точку роста», дающую начало новому ответвлению колонии — «боковому побегу». Фитоиды в средней и верхней частях колонии формируют репродуктивные органы и в итоге — зерновки с зародышами. Строение зародыша злаков таково, что он может рассматриваться как зачаток фитоида, своего рода свободно живущая «личинка». Щиток зародыша гомологичен зачатку вегетативной ветви фитоида («примордию листа» и «диску инсерции» под ним), почечка гомологична зачатку репродуктивной ветви фитоида («пазушной меристеме») с новым «апексом» и «профиллом» («колеоптилем»), т. е. уже вступившему на путь вегетативного размножения и образования колонии. При прорастании зародыш злаков становится основателем новой колонии двухосных фитоидов.

Кроме листа с пластинкой и влагалищем у злаков имеются боковые органы другого строения: чешуевидные и переходные листья при основании экстравагинальных побегов, чешуи на подземных корневищах, брактеи в области оси соцветия. Разное строение имеют и междоузлия: удлиненные и укороченные междоузлия надземного побега, междоузлия ризом или общей оси соцветия. Сочетание короткого или длинного междоузлия с чешуевидным или развитым листом создает разнообразие в строении фитоидов в разных частях колонии и разнообразие самих побегов (Серебрякова, 1971). Подобная гетероморфность затрагивает лишь вегетативные ветви фитоидов. Производные репродуктивной ветви более однообразны: это или репродуктивные органы или «апекс» и «профилл».

Консерватизм в строении производных репродуктивной ветви фитоида и, напротив, большая изменчивость в строении вегетативной ветви фитоида связаны с их положением на побеге, которое определяет, как можно думать, и способы их роста. Как известно, для репродуктивных органов, а также «профилла» («колеоптиля») и «мезокотиля» характерен базипетальный рост (Brown, 1960; Grassl, 1967). Зачаток вегетативной ветви фитоида также растет базипетально, за счет верхушечной зоны роста, но очень недолго, примерно до высоты 1 мм, пока он не образует колпачка над верхушечной меристемой побега (см., например, Kaufman, 1959). Затем наступает короткий период интенсивного акропетального роста за счет деятельности интеркалярной меристемы. В ходе интеркалярного роста и совершаются (чаще всего) различные онтогенетические пре-

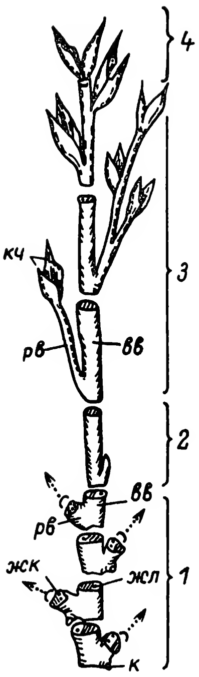


Рис. 6. Побег злаков как колония двухосных фитоидов.

1 — зона вегетативного размножения фитоидов (зона кущения), *2* — переходная зона (соломина), *3* — зона полового размножения фитоидов (верхушечное соцветие), *4* — верхушечный колосок формируется из остаточной репродуктивной меристемы фитоида — основателя колонии. *вв* — вегетативная ветвь фитоида, *рв* — репродуктивная ветвь фитоида, *кч* — колосковые чешуи, *жк* — жилки килей удаленного профилла, *жл* — средняя жилка удаленного листа, *к* — зачаток корня. *Стрелками* обозначены растущие побеги.

образования зачатка вегетативной ветви фитоида, что отчасти связано со временем наступления, скоростью и продолжительностью роста (Рытова, 1976).

Таким образом, есть основания рассматривать «побег» злаков как колонию двухосных фитоидов, возникающих вегетативным путем, а «верхушечную меристему» «побега» («апекс», «конус нарастания», «точку роста») — как остаточную репродуктивную меристему, на которой появляются новые фитоиды колонии. «Профилл» (он же «колеоптиль» зародыша семени), возникая одновременно с апексом из зачатка репродуктивной ветви фитоида, является стерильным рудиментом репродуктивных органов, своего рода «побочным продуктом» и в то же время, по-видимому, необходимым условием последующего вегетативного размножения фитоидов на апексе.

Гомология «профилла» и репродуктивных органов у злаков приводит к «профилльной теории цветка», предложенной C. Grassl (1967), но, к сожалению, не привлекшей внимания ботаников. Grassl, работая со злаками, пришел к выводу о гомологии «профилла» и репродуктивных органов, анализируя и сопоставляя ряд признаков в строении их проводящей системы, в расположении относительно оси и т. д.

Трудности, связанные с разработкой «профилльной теории цветка», а точнее — гипотезы «цветкового» происхождения «профилла» и «апекса» побега, заключаются прежде всего в том, что возникает необходимость в пересмотре содержания понятий, касающихся основных структур тела растения. Так, «апекс» побега, который признан «началом всех начал» в современной морфологии растений, является по крайней мере у злаков остаточной репродуктивной меристемой, функционирующей как орган бесполого размножения фитоидов.[1] В качестве же ведущего начала в организации тела растения злаков выступает «пазушная меристема», названная выше зачатком репродуктивной ветви фитоида. «Побег», который в настоящее время рассматривают как единый орган, результат деятельности одной апикальной меристемы, предстает как колония двухосных фитоидов, возникающих путем соматического эмбриогенеза на остаточной репродуктивной меристеме фитоида. Вегетативные ветви фитоидов, соединенные своими осями, образуют стебель («каулом»), а их выросты — листья («филломы») побега. Отсюда следует, что лист (у злаков) не может трактоваться как неполный побег (Имс, 1964 : 15). Лист принадлежит самому фитоиду, побег же является колонией фитоидов, т. е. они относятся к разным уровням организации растения.

Тот факт, что существует два способа развития зачатка репродуктивной ветви фитоида (в веточки с колосками и цветками или в «апекс» и «профилл» — рис. 5), заключает в себе вывод о непобеговой природе репродуктивных веточек с колосками. Побег и репродуктивные органы также относятся к разным уровням организации растения: побег — к колониальному, а репродуктивная веточка с колосками — к организменному. В признании непобеговой природы репродуктивных органов гипотеза «цветкового» происхождения «профилла» и «апекса» побега, как и «профилльная теория цветка», согласуются с принятой в настоящее время теломной теорией, которая утверждает, что основные части цветка — тычинки и пестики — никогда не были листьями, а произошли из спороносных органов предков цветковых растений (Zimmermann, 1965; Первухина, 1970; Тахтаджян, 1980).

---

[1] Такого рода размножение встречается у колониальных животных. Его рассматривают как соматический эмбриогенез (Иванова-Казас, 1977).

Иное освещение получает и так называемое боковое ветвление, которое приходится рассматривать как разрастание тела колонии путем вегетативного размножения фитоидов. Как было показано на примере *C. serotina*, образование нового «побега» связано с двумя процессами: с появлением зачатка репродуктивной ветви фитоида («пазушной меристемы») и с вычленением на нем нового «апекса». Собственно «боковым ветвлением» у злаков и других однодольных является возникновение зачатка репродуктивной ветви фитоида. Расчленение зачатка на отдельные доли путем образования бороздок, а затем и полостей (рис. 3, 4) представляет собой верхушечное ветвление. Оно проявляется только на организменном уровне, при развитии репродуктивной ветви фитоида.

Таким образом, исследование морфогенеза «пазушных меристем» у видов рода *Cleistogenes* позволило выявить структурную единицу тела растения злаков — двухосный фитоид — и показать по существу очень простую колониальную организацию тела растения злаков (и, по-видимому, других однодольных, так как все они имеют адаксиальный двухкилеватый «профилл» при основании боковых побегов).

В историческом аспекте переход растений к колониальной организации мог быть связан с ослаблением роста отдельных живших свободно фитоидов, что привело к недоразвитию репродуктивных органов и замене их «профиллом» и «апексом». Таким путем у предков современных цветковых растений появилось вегетативное размножение фитоидов, но без последующего разделения особей, как например, у некоторых видов рясок. Вегетативное размножение предков цветковых растений привело к возникновению побегов и ветвлению, т. е. к образованию колоний. Можно предполагать, что колониальная организация в свою очередь вызвала определенные изменения в строении фитоидов. Изменения связаны прежде всего с приспособлением фитоидов в разных частях колонии к вегетативному или половому размножению. У злаков это выразилось в образовании зоны кущения побега и верхушечного соцветия. Другое изменение в строении фитоидов колонии злаков связано с усилением роста их вегетативных ветвей вследствие появления интеркалярных зон роста и возникновения пластинки, влагалища листа и междоузлия в их современном виде.

Если у злаков и других однодольных отдельные побеги сложены разросшимися полиморфными фитоидами, то у многих двудольных, напротив, развитие колониальной организации шло по пути образования общего тела колонии — стебля — и общеколониальных органов питания — листьев и корней, а часто и общеколониальных органов размножения — верхушечных цветков и соцветий. В колониях, имеющих общее тело, фитоиды несут в основном функцию вегетативного размножения (ветвления) колонии. Они представлены гипоподием и двумя профиллами в основании каждого нового побега. Фитоиды колонии, как правило, находятся в пазухах листьев, но могут появиться и в любом другом месте колонии. Развиваясь вегетативно, они образуют придаточные почки на корнях, листьях, на стебле вне листовых пазух и на гипокотилях. При возникновении фитоида всегда появляется одна и та же структура, напоминающая зародыш двудольных, в том числе и в культуре тканей (Swamy, Krishnamurthy, 1981: рис. 1). Если колония не выработала общеколониальных органов полового размножения, то эта функция сохраняется за отдельными фитоидами, которые и развивают обычно мелкие и чаще всего пазушные цветки или соцветия. Боковое ветвление у двудольных связано с возникновением на теле колонии новых фитоидов, размножающихся вегетативно.

В свое время широко обсуждалось появление примитивных анатомических признаков в основаниях боковых и придаточных побегов, а также в репродуктивных осях (Козо-Полянский, 1937 : 239, пункт 3). С нашей точки зрения, появление древних признаков в основаниях боковых и придаточных побегов и в репродуктивных осях вполне понятно: начало боковому (и придаточному) побегу дает фитоид, размножающийся вегетативно, а репродуктивная ось, обычно пазушная, представляет собой фитоид с репродуктивными органами, т. е. примитивные с точки зрения филогении анатомические признаки принадлежат фитоидам колонии.

Аналогичным образом организованы колонии у многоклеточных беспозвоночных животных Metazoa: у мшанок, например, тело колонии образовано отдельными полиморфными зооидами, тогда как у кишечнополостных выработалось общее тело колонии (Беклемишев, 1964).

В жизненном цикле колониальных животных существует фаза свободно живущей особи, наступающая в результате полового размножения (Беклемишев, 1964). В жизненном цикле растений этой фазе соответствуют образование плодов и семян и расселение последних обычно далеко за пределы материнской колонии.

У настоящих колониальных животных существуют годовые циклы размножения: летом — половое, в остальное время года — бесполое (Беклемишев, 1964 : 399). У растений бесполое и половое размножение также приурочены к определенным сезонам года, но трактуются как рост (рост побегов, ветвление) и развитие (образование репродуктивных органов, цветение и плодоношение).

Известен антагонизм вегетативного роста и полового размножения у растений (см. Чайлахян, 1980 : 923), и это вполне понятно, если принять во внимание, что носителями как того, так и другого способов размножения являются фитоиды колонии: естественно, что образование апекса и «профиллов» исключает развитие репродуктивных органов у этого же фитоида. Можно предположить также, что «реализация наследственной программы генеративного морфогенеза, происходящая в стеблевой почке» (Аксенова и др., 1980 : 973), заключается в переходе фитоидов колонии от вегетативного размножения к образованию репродуктивных органов. Как было показано выше, у *C. serotina* подобный переход связан с усилением роста растений (см. также Рытова, 1975).

Ослабление роста у предков цветковых растений и появление вместо нормально развитых репродуктивных органов остаточной репродуктивной меристемы, окруженной «профиллом» («профиллами»), привели к вегетативному (бесполому) размножению фитоидов, появлению побегов, ветвлению, т. е. к колониальному уровню организации и возникновению современных растений. Ослабление роста и полового размножения и замещение его вегетативным размножением могли многократно повторяться в ходе эволюции в разных группах предков цветковых растений.

Как известно, у многоклеточных беспозвоночных животных «существует ряд типов строения колоний, общих для весьма отдаленных друг от друга групп Metazoa. В основе возникновения подобной общности лежат как организационные аналогии между группами (например, расчленение тела на головку и стебель), так и экологические сходства (например, способ добычи пищи). При наличии как организационных, так и экологических предпосылок сходство в строении колоний может оказаться значительным даже у форм, особи которых в других отношениях чрезвычайно различны. Изобилие подобных конвергенций указывает на весьма закономерный ход развития колониальности у Metazoa». И далее: «ряд удивительных аналогий в способах и типах образования колоний существует также между Metazoa и Protozoa» (Беклемишев, 1964 : 422).

У растений развитие колониальности также могло идти и шло параллельными путями, что привело к образованию сходных жизненных форм — деревьев, кустарников и трав — в разных таксонах современных растений. Таким образом, есть основание думать, что важнейший этап эволюции растений связан с появлением вегетативного размножения и колониального уровня организации.

Любопытно отметить в связи со сказанным, что такие категории классической морфологии растений, как лист, стебель, корень и, добавим к ним, апекс, побег и жизненные формы, относятся к колониальному уровню организации растений, тогда как репродуктивные органы — к организменному (чаще всего). И надо отдать должное прозорливости систематиков, которые еще со времен К. Линнея классифицируют растения на основании строения именно репродуктивных органов.

По мнению В. А. Красилова (1975 : 100), «после 150 лет интенсивных палеоботанических исследований в геологической летописи представлены все основные группы растений, когда-либо существовавшие на нашей планете. Отсюда следует, что геологическая летопись не могла не запечатлеть предков цветковых растений, мы их просто еще не опознали». По-видимому, опознание предков покрытосеменных связано с пониманием того факта, что современные покрытосеменные растения представлены колониальными формами. Предки же их, вероятно, были очень мелкими особями и непременно с органами плодоношения, которые скорее всего и могли сохраниться в геологической летописи. Находки плодоподобных органов типа *Baisia* и другие (Красилов, 1982) согласуются с высказанными предположениями.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., *Баврина Т. В.*, *Константинова Т. Н.* Взаимодействие органов в регуляции цветения растений. — Физиол. раст., 1980, т. 27, № 5, с. 962—974. — *Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, т. 1. М.: Наука, 1964. 432 с. — *Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Козо-Полянский Б. М.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1937. 256 с. — *Красилов В. А.* Предки покрытосеменных. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 4. Новосибирск: Наука, 1975, с. 75—106. — *Красилов В. А.* Новые палеоботанические свидетельства формирования и ранней эволюции цветковых. — В кн.: Филогения высших растений. М.: Наука, 1982, с. 73—75. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с. — *Рытова Н. Г.* Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза злаков). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1265—1277. — *Рытова Н. Г.* Морфогенетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1670—1679. — *Рытова Н. Г.* Способ заложения боковой почки у злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия (двуосный метамер как структурная единица тела растения у злаков). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 913—924. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение цветка. В кн.: Жизнь растений, т. 5 (1). М.: Просвещение, 1980, с. 37—38. — *Чайлахян М. Х.* Целостность организма в растительном мире. — Физиол. раст., 1980, т. 27, № 5, с. 917—941. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Brown W. V.* The morphology of grass embrio. — Phytomorphology, 1960, vol. 10, N 3, p. 215—223. — *Grassl C. O.* Phylogenetic concepts and the archetype of the Magnoliophytes. — Taxon, 1967, vol. 16, N 5, p. 353—368. — *Kaufman P. B.* Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. — Phytomorphology, 1959, vol. 9, N 3, p. 277—311. — *Swamy B. C. L.*, *Krishnamurthy K. V.* On embrions and embrioids. — Proc. Ind. Acad. Sci. (Plant Sci.), 1981, vol. 90, N 5, p. 401—411. — *Williams R. F.*, *Sharman B. C.*, *Langer R. H. M.* Growth and development of the wheat tiller. I. Growth and form of the tiller bud. — Austral. J. Bot., 1975, vol. 23, № 5, p. 715—743. — *Zimmermann W.* Die Telomtheorie. Stuttgart, 1965. 236 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1982.

SUMMARY

Beside terminal panicle in the axils of upper and median leaves of *Cleistogenes serotina* shoot, there are spurs with cleistogamous flowers, whereas vegetative buds are located in the axils of the 3—5 lower leaves. It has been established that vegetative buds and axillary inflorescences develop from a common embryo — axillary meristem, which arises as a broad apophysis at the base of the young leaf under the place of connection of its edges. As lateral bud develops on the upper edge of axillary meristem close to each other emerge two transverse furrows. As they recess, they form a small middle part, that functions as the apex of the lateral shoot, the rest part of axillary meristem forming prophyll primordium. During the formation of axillary inflorescence the furrows are laid farer from each other, due to a larger part between them develops into the reproductive organs. Two small lateral lobes grow to form prophyll-like scales. In the axils of upper leaves and bracts reproductive spurs develop out of the whole body of axillary meristem. For reasons given, axillary meristem is considered as a reproductive meristem, the prophyll and apical meristem of the lateral bud being its derivatives. A structural unit of the plant body — phytoid — is established. Phytoid of grasses consists of two branches — vegetative (leaf and internode) and reproductive (reproductive spur, or its homologs — prophyll and apex). Colonial organization of the plant body and its possible origin are discussed.

УДК 005 : 581.524

С. Г. Самбук

ЭВРИСТИКО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ПОЛЯРНАЯ ОРДИНАЦИЯ ВЫБОРКИ ШИРОКОГО ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО ДИАПАЗОНА

S. G. SAMBUK. EURYSTIC-STATISTICAL CLASSIFICATION AND POLAR ORDINATION OF BROAD PHYTOCOENOTICAL RANGE

Для выделения растительных ассоциаций в пределах выборки широкого фитоценотического диапазона наряду со сведениями об обилии видов использованы флористические критерии. Результаты исследований представлены в виде схемы ординации выделенных синтаксонов. Ординация выполнена на основании мер сходства, рассчитанных по межвидовым сопряженностям.

Проблема классификации и ординации растительности является основной в современной количественной геоботанике. Существующее разнообразие методов классификации и ординации ставит вопрос о выборе методов, позволяющих наиболее полно раскрыть закономерности варьирования конкретных выборок в зависимости от их структуры и объема. Возникает также вопрос о последовательности применения классификационного и ординационного подходов. В литературе встречаются следующие сочетания методов классификации и ординации:

1. Выполняется прямой градиентный анализ участка растительного покрова с четко выраженным изменением фактора (чаще комплекса факторов) среды. Изучается распределение видов и пробных площадей по выбранному градиенту. При непрерывном варьировании классификация производится делением совокупности на произвольные классы с последующей характеристикой каждого класса (Whittaker, 1967, 1973).
2. Проводится ординация видов. Скопления видов в пространстве ординации рассматриваются как экологические группы. Представленность элементов экологических групп в анализируемых сообществах служит критерием отнесения этих сообществ к определенным синтаксонам (Pielou, 1969; Goodall, 1973).
3. Параллельно проводятся классификация и ординация всех описаний, и расположение объектов в пространстве ординации является критерием правильности отнесения описания к той или иной группе при классификации (Groenewoud, 1965; Kershaw, 1968), или на основе первичной ординации строится политетическая классификация (Noy-Meir, 1973; Hill e. a., 1975).
4. Сначала проводится классификация описаний — выделение однородных групп, затем — ординация описаний и (или) видов в пределах каждой из выделенных групп (Greig-Smith e. a., 1967; Johnson, 1973).
5. Выделенные методами классификации группы описаний ординируются как отдельные объекты (Frydman, Whittaker, 1968; Williams e. a., 1971).

Ограничение на широкое использование прямого градиентного анализа накладывает, как правило, структура изучаемого растительного покрова. Часто бывает невозможно выделить градиент ведущего экологического фактора, или выделенный градиент носит локальный характер и описывает варьирование только части анализируемой выборки.

Трудности реализации второго подхода связаны с тем, что в процессе эволюции не возникло строго дифференцированных экологических групп видов (Василевич, 1966; Whittaker, 1975), поэтому проведение границ между группами видов в большой степени условно и использование данного подхода оправдано только при явной экологической прерывности анализируемой выборки.

Необходимость ординировать все описания ограничивает область применения третьего подхода, что связано с трудоемкостью вычисления матрицы сходства между большим числом описаний даже при использовании современной вычислительной техники. Если ординацию удалось выполнить, то возникает вопрос о проведении фитоценотически значимых границ между частями анализируемой выборки. Удовлетворительного ответа на этот вопрос пока нет.

Четвертый подход, очевидно, наиболее перспективен при изучении структуры отдельных синтаксонов для выявления закономерностей внутригруппового варьирования.

Наибольшего внимания заслуживает, на наш взгляд, пятый подход, или вторичная ординация (Whittaker, 1972), когда выделенные синтаксоны ординируются для установления взаимоотношений между ними, определения направлений межгруппового варьирования и выявления факторов, обусловливающих это варьирование. Реализация данного подхода, как и большинства традиционных геоботанических методов, начинается с выделения и описания внутренне однородных участков растительного покрова — фитоценозов. Объединение фитоценозов в группы является основой естественной классификации. Под естественной классификацией принято понимать выделение объективно существующих групп объектов, значительно более сходных между собой в пределах группы, чем с объектами других групп (Василевич, 1966). Учитывая непрерывность растительного покрова, любую естественную группу можно характеризовать определенной амплитудой варьирования внутригрупповых признаков и существованием постепенных переходов к другим группам.

Выделение групп может проводиться как интуитивно, так и на основе количественных методов. Чисто интуитивные классификации постепенно уступают место методам, где выделение групп обосновано статистически. Однако существующий уровень знаний о растительности не позволяет полностью автоматизировать процедуру выделения однородных групп и требует участия исследователя на каждом этапе классификации. Метод классификации, основанный на проверке интуиции исследователя набором статистических правил, разработан В. И. Василевичем (1980), назван эвристико-статистическим и включает три этапа:

1. Выделение предварительных групп описаний по сходству флористического состава и покрытию большинства видов (интуитивный этап).

2. Проверка правильности отнесения описаний к предварительным группам, перенос описаний из одних групп в другие (количественный этап).

3. Анализ видоизмененных групп на гомогенность путем построения графа внутригрупповых различий между описаниями. Проверка возможных вариантов деления и объединения групп (количественный этап).

Применение эвристико-статистического метода особенно эффективно при анализе выборок широкого фитоценотического диапазона, когда рассматриваются сообщества разных типов, приуроченные к контрастным в экологическом отношении местообитаниям. В этом случае необходимо рассчитывать показатели сходства только для фитоценотически наиболее сходных описаний и проверять на возможность объединения наиболее близкие группы, что не влияет на результаты классификации, но значительно сокращает объем вычислений. Группам, выделенным в результате классификации, придается определенный синтаксономический ранг, и они могут быть проординированы как отдельные объекты. Для ординации выборок широкого фитоценотического диапазона в качестве показателя сходства целесообразно использовать евклидово расстояние, рассчитанное не по покрытию видов, а по межвидовым сопряженностям (Самбук, 1980). Это позволяет более правильно отразить отношения между фитоценотическими объектами и применить простую в вычислительном отношении и экологически хорошо обоснованную полярную ординацию (Bray, Curtis, 1957).

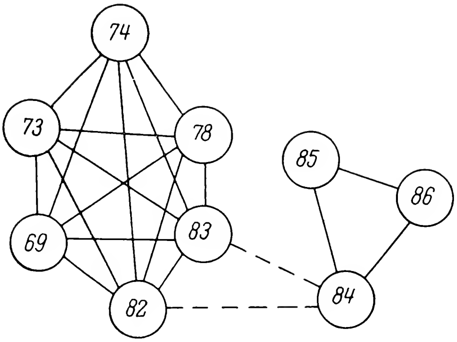


Рис. 1. Граф различий между описаниями группы № 13 сообщества Sphagnetum falicis.

Сплошной линией показаны различия до 6 единиц, *штриховой* — до 8.

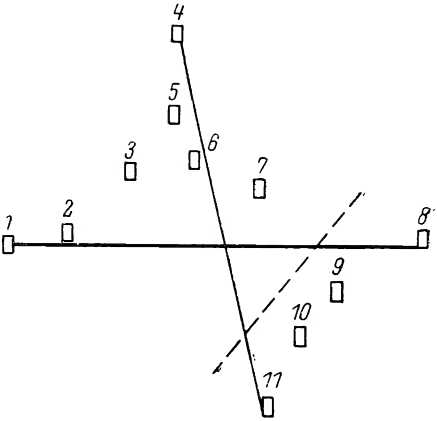


Рис. 2. Ординация 11-ти растительных ассоциаций.

Для практической реализации высказанных положений была использована выборка из 86 геоботанических описаний, выполненных в окрестностях дер. Дубки Бежаницкого р-на Псковской обл. Описания производили на пробных площадях размерами 20×20 м (для лесных) и 10×10 м для луговых и болотных сообществ. Пробные площади закладывали через случайные интервалы от 10 до 200 м по ходу профиля длиной 8 км. На пробных площадях учитывали покрытие видов кустарникового, травяного и мохового ярусов и участие древесных пород. На интуитивном этапе классификации были выделены 13 предварительных групп: 1) луговые сообщества — 13 описаний, 2) березняки — 4, 3) березняки с дубом — 2, 4) сообщества вырубок — 8, 5) осинники — 8, 6) ельники кисличные — 12, 7) ельники мертвопокровные — 4, 8) ельники папоротниковые — 1, 9) сероольшатники травяные — 3, 10) сероольшатники сфагновые — 1, 11) сосняки сфагновые — 13, 12) сообщества Sphagnetum magellanici — 8, 13) сообщества Sphagnetum falicis — 9. На втором этапе классификации для каждой предварительной группы был вычислен абстрактный центр в многомерном пространстве, осями которого служат покрытия видов. Центр группы представляет собой точку в многомерном пространстве, координаты которой равны средним арифметическим соответствующих координат всех объектов данной группы. Вычислив расстояние от каждого описания до центра группы, определив средние квадратичные отклонения от центров для каждой из предварительных групп, можно проверить правильность отнесения описаний к предварительным группам. Если расстояние от описания до центра соответствующей группы не превышает двух квадратичных отклонений (при 95% доверительном уровне), то можно считать отнесение описания к данной группе правильным. Этому требованию удовлетворяли все предварительные группы, и поэтому ни одно описание не было перенесено в другую группу.

Существование достоверных различий между центрами выделенных групп проверяли с помощью критерия t Стьюдента. Если полученные значения превышали табличные, значит выделенные группы имели право на существование — достоверно отличались друг от друга. Большинство выделенных групп удовлетворяло этому требованию. Только между центрами групп ельников кисличных и мертвопокровных не оказалось достоверных различий: $t=1.44$ ($t_{\text{St}}=2.13$), и группы были объединены. Мертвопокровные ельники представляют собой временный вариант еловых лесов, этап развития ельников кисличных (Ниценко, 1960). Преходящий характер этого явления очевиден, и объединение «мертвопокровников» с ельниками кисличными можно признать правильным. Объединенная группа достоверно отличается от остальных предварительных групп.

Анализ внутренней структуры предварительных групп, имевший целью выявить возможности их дальнейшего дробления, проводили с помощью построения графа различий между всеми описаниями каждой группы. Для этого выбирали произвольный уровень различий, но все же такой, чтобы значений различий этого уровня было достаточно для выявления неоднородности группы. Описания, различия между которыми были ниже этого порогового уровня, соединяли линией и получали граф. Для группы № 13 сообщества Sphagnetum falicis такой граф представлен на рис. 1. Из рисунка видно, что группа распалась на две подгруппы. Центры новых групп достоверно различаются (t=6.20). В моховом покрове описаний первой подгруппы (*69*, *73*, *74*, *78*, *82*, *83*) преобладает *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., обильны *S. magellanicum* Brid. и *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. В описаниях второй подгруппы (*84*, *85*, *86*) *S. fallax* отсутствует, *S. magellanicum* и *S. angustifolium* отмечены в незначительном количестве, а доминирует *S. majus* (Russ.) C. Jens., покрытие которого достигает почти 100%. Поэтому разделение на новые группы вполне оправдано. Окончательное разбиение описаний на группы на основании евклидовых расстояний, вычисленных по покрытиям видов, приведено в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

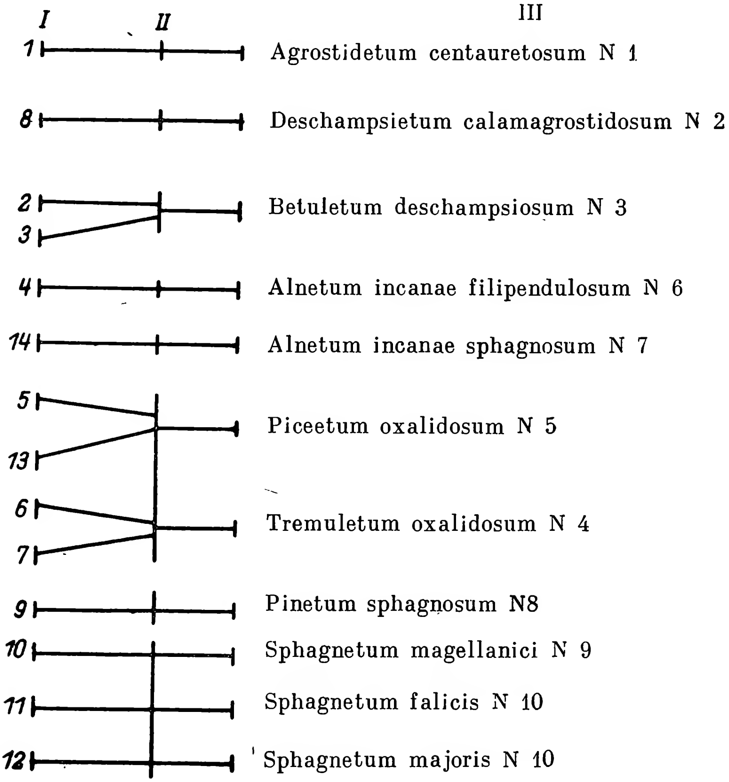
Группы, выделенные на основе евклидовых расстояний, вычисленных по покрытиям видов

№ группы	Название группы	Число описаний
1	Agrostidetum centauretosum	13
2	Betuletum deschampsiosum	4
3	Querceto—Betuletum deschampsiosum	2
4	Alnetum incanae filipendulosum	3
5	Piceetum oxalidosum	16
6	Tremuletum oxalidosum	8
7	Tremuletum calamagrostidosum	5
8	Deschampsietum calamagrostidosum	3
9	Pinetum sphagnosum	13
10	Sphagnetum magellanici	8
11	Sphagnetum falicis	6
12	Sphagnetum majoris	3
13	Piceetum pteridiosum	1
14	Alnetum incanae sphagnosum	1

Для дальнейшего анализа выделенных групп были вычислены коэффициенты межвидовой сопряженности по Коулу. Для расчета коэффициентов использовали не только описания пробных площадей на профиле, но и около 200 геоботанических описаний, сделанных маршрутным способом в радиусе до 10 км от основного района исследований. Для вычисления сопряженностей было отобрано 150 видов сосудистых растений и мхов, встретившихся более 10 раз. Во всех описаниях профиля для этих 150 видов были вычислены меры обилия как средние коэффициенты сопряженности с видами, присутствующими на пробных площадях (Самбук, 1980). По этим мерам обилия были вычислены новые центры уже выделенных групп и проверена возможность их объединения. Оказалось, что некоторые группы, достоверно отличавшиеся между собой на предыдущем этапе, после введения новых мер обилия объединились (табл. 2). Этого и следовало ожидать, так как критерий, положенный в основу вычисления сходства по межвидовым сопряженностям, может рассматриваться как флористический, отражающий варьирование среды более крупного масштаба. Для окончательного выделения растительных ассоциаций были использованы группы описаний, полученные на обоих уровнях сходства. Если группы, выделенные двумя способами, показавшие дискретность на двух уровнях, совпадают, то их следует рассматривать в ранге растительных ассоциаций (группы № 1, 4, 8, 9, 14 в табл. 1). Эти группы обладают внутренней однородностью и достоверно отличаются от других групп. Ассоциации безлесных сфагновых болот (№ 10, 11, 12) правильнее выделять с учетом покрытия видов. Эти единицы соответствуют бесспорному доминированию разных видов сфагновых мхов в экологически различных местообитаниях. Молодые осинники (№ 7) правильнее объединить с кисличными осинниками (№ 6) в одну ассоциацию, учитывая их временный характер и отсутствие достоверных различий между данными группами на втором этапе классификации. Описание орлякового ельника (№ 13) после учета межвидовых сопряженностей объединилось с остальными описаниями еловых лесов (№ 5) и рассматривается в пределах ассоциации Piceetum oxalidosum. Это вполне оправдано, так как покрытие орляка составляет всего 8% и многие виды ельников кисличных (*Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Oxalis acetosella* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Trientalis europaea* L., *Convallaria majalis* L. и др.) присутствуют в данном описании, что говорит об экологической близости исследованного ценоза с остальными сообществами ельников.

ТАБЛИЦА 2

Схема выделения растительных ассоциаций


I
II
III
1
Agrostidetum centauretosum N 1
8
Deschampsietum calamagrostidosum N 2
2
3
Betuletum deschampsiosum N 3
4
Alnetum incanae filipendulosum N 6
14
Alnetum incanae sphagnosum N 7
5
13
Piceetum oxalidosum N 5
6
7
Tremuletum oxalidosum N 4
9
Pinetum sphagnosum N8
10
Sphagnetum magellanici N 9
11
Sphagnetum falicis N 10
12
Sphagnetum majoris N 10

I — группы, выделенные по покрытиям видов (названия см. в табл. 1); *II* — группы, выделенные по межвидовым сопряженностям; *III* — растительные ассоциации.

Две группы описаний (№ 2 Querceto—Betuletum deschampsiosum и № 3 Betuletum deschampsiosum), достоверно отличавшиеся по покрытиям присутствующих видов, после учета межвидовых сопряженностей объединились. Очевидно, такой результат вполне закономерен. Если щучковые березняки являются характерным элементом растительного покрова в данном районе и представляют закономерный этап восстановления еловых лесов, то разреженный дубово-березовый щучковый лес полностью обязан своим существованием длительному антропогенному воздействию (сохранился только на месте бывших хуторов), а наличие многочисленного подроста ели говорит об общем пути сукцессии у сообществ обеих групп. Существует мнение (Василевич, 1963), что для выделения отдельной растительной ассоциации по небольшому числу описаний (на разреженный дубово-березовый лес приходится две пробные площади) необходимо наличие определенного уровня фитоценотического своеобразия сообществ. В данном случае этого нет. Из 60 видов, встреченных в щучковых березняках, 39 являются общими с видами дубово-березового леса. Среди 8 видов, отмеченных в группе № 2 и не встреченных в группе № 3, нет четких детерминантов, говорящих о коренных различиях в экологических режимах этих местообитаний (*Briza media* L., *Equisetum pratense* L., *Festuca rubra* L., *Geranium palustre* L., *Hieracium pilosella* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Thalictrum aquilegifolium* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub). Поэтому расхождение в обилии некоторых видов, послужившее основой разделения на группы, следует считать недостаточной причиной для выделения двух ассоциаций. Правильнее отдать предпочтение доказанной флористической общности пробных площадей и рассматривать данные сообщества в пределах одной ассоциации Betuletum deschampsiosum.

Проведенный анализ подтверждает существующее мнение (Василевич, 1975) о том, что разные признаки могут быть использованы для выделения единиц одного ранга в разных частях совокупности. В одних случаях дискретность достаточно явно проявилась при учете покрытия видов, в других — более оправданным представляется выделение ассоциаций на флористической основе. Совпадение большинства групп, выделенных двумя способами, говорит о праве на существование обоих методов, взаимно дополняющих друг друга. Действительно, степень топографической и синтаксономической дискретности растительности варьирует весьма значительно и выявить естественные группы одного ранга на основании одних и тех же признаков, например на пойменном лугу и в лишайниковом сосняке, не представляется возможным. Описание фитоценозов, относящихся к различным типам растительности в пределах одной выборки, дело совершенно обычное в практике геоботанических исследований, и получение наиболее естественной, отвечающей сущности предмета классификации требует дифференцированного подхода к разным частям совокупности.

Рассмотрим полярную ординацию выделенных ассоциаций (рис. 2), построенную на основе евклидовых расстояний, рассчитанных по межвидовым сопряженностям (табл. 3). Для того чтобы данная схема выглядела более обоснованной, в процессе ее анализа следует привести краткую характеристику выделенных синтаксонов. На рисунке видно, что ассоциации разделились на две группы: в левом верхнем и правом нижнем углах плоскости ординации (разделены штриховой линией). Это разделение соответствует отличию ассоциаций болотной растительности (№ 8—11) от «не болот» (№ 1—7). Центральным элементом второй группы является ассоциация № 5 Piceetum oxalidosum. Сообщества данной ассоциации широко распространены в районе исследований. Встречаются преимущественно на хорошо дренированных суглинистых и глинистых почвах. В наиболее богатых местообитаниях на одно описание приходится до 60 видов сосудистых растений и мхов. В подлеске отметим *Sorbus aucuparia* L., *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill. и *Lonicera xylosteum* L. В подросте наряду с елью встречаются *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. и *Fraxinus excelsior* L. В травяно-кустарничковом ярусе (суммарное покрытие 30—80%) отмечены *Oxalis acetosella*, *Anemonoides nemorosa*, *Trientalis europaea*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Galeobdolon luteum* Huds., *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum* L., *Sanicula europaea* L. и др. Моховой покров развит слабо. Сообщества данной ассоциации показали высокую степень флористической полночленности (Самбук, 1982), что позволяет рассматривать их как коренные для данного района. В непосредственной близости от рассмотренной ассоциации на плоскости ординации расположены ассоциации № 3, 4, 6: березняк щучковый, осинник кисличный и сероольшатник таволговый. Такое расположение вполне оправдано фитоценотически. На более богатых почвах после вырубки ельники сменяются осинниками (№ 4), а на менее богатых — березняками (№ 3). Сукцессионные связи сероольшатников на имеющемся ограниченном материале проследить трудно. Они встречаются преимущественно на месте заброшенных пашен и сенокосов на богатых, но более увлажненных, чем осинники, почвах и имеют много общих видов с сообществами ельников. Основное отличие заключается в доминировании ольхи серой в древесном ярусе и значительном участии в травяном покрове *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geum rivale* L. и *Rubus idaeus* L. Осинники кисличные сходны с ельниками по составу и строению подчиненных ярусов, однако можно проследить и некоторые отличия. На достаточно увлажненных местообитаниях в травяном ярусе осиновых лесов значительно участие *Calamagrostis canescens* (Web.)

ТАБЛИЦА 3

Евклидовы расстояния между центрами выделенных ассоциаций, рассчитанные по межвидовым сопряженностям

№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	305	250	305	384	355	305	260	196	110	60
10	310	250	300	385	350	305	260	155	100	
9	300	255	305	380	350	300	250	105		
8	390	290	290	360	300	265	200			
7	340	290	305	240	270	175				
6	245	260	230	175	155					
5	200	230	160	85						
4	360	240	180							
3	110	115								
2	90									

Примечание. Названия ассоциаций см. в табл. 2.

Roth, а на более сухих — *C. epigeios* (L.) Roth. Более обильны по сравнению с ельниками *Rubus saxatilis* L., *R. idaeus*, *Stellaria holostea* L., *Melampyrum nemorosum* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Древесный ярус березняков сложен исключительно *Betula pubescens* Ehrh. Обилен подрост ели. Хорошо выражен подлесок, сформированный *Salix caprea* L., *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* и *Juniperus communis* L. В травяном ярусе преобладают *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Agrostis tenuis* Sibth. и *Melampyrum nemorosum*. Моховой покров отсутствует. Из рисунка видно, что рядом с березняками на плоскости ординации расположена ассоциация № 2 Deschampsietum calamagrostidosum. Сообщества этой ассоциации развиваются на вырубках и заброшенных суходольных лугах и представляют этап восстановительной смены, предваряющий, очевидно, щучковые березняки. В сообществах данного типа основу травостоя составляют *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Melampyrum nemorosum*. Отмечены *Angelica sylvestris* L., *Agrostis gigantea* Roth, *Anemonoides nemorosa*, *Anthoxanthum odoratum* L., *Chamerion angustifolium*, *Carex cinerea* Poll., *C. pallescens* L., *Dryopteris carthusiana*, *Poa pratensis* L. и др. Из мхов встречаются *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw. и *Rhytidiadelphus triguetrus* (Hedw.) Warnst. Из рис. 2 видно, что рядом с охарактеризованным типом на плоскости ординации расположена ассоциация № 1 Agrostidetum centauretosum. Это вполне оправдано фитоценотически. Луговые сообщества данной ассоциации предваряют сообщества с доминированием щучки дернистой в сукцессионном ряду и имеют с ними много общего в видовом составе. В пестром не разделенном на ярусы луговом травостое можно выделить группу количественно преобладающих видов, это *Centaurea jacea* L., *Agrostis tenuis*, *Alchemilla monticola* Opiz, *Anthoxanthum odoratum*, *Leontodon hispidus* L., *Melampyrum nemorosum*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.

Мхи, как правило, не образуют сомкнутого напочвенного покрова. Подробная характеристика луговой растительности данного района приведена в работе В. И. Василевича и И. В. Сырокомской (1981).

Местообитания ассоциаций № 2—5 сходны по условиям увлажнения, а сообщества ассоциации № 1 приурочены к более сухим участкам. Увеличение степени увлажнения можно проследить по направлению от растительности «не болот» к ассоциациям болотной растительности (диагональ левой верхней и правой нижней четверти плоскости ординации). Именно в этом направлении расположена ассоциация № 7 Alnetum incanae sphagnosum. Сообщества данного типа встречаются вблизи болотных массивов на переувлажненных почвах. Древесный ярус сложен *Alnus incana* (L.) Moench, *Picea abies* (L.) Karst. и *Betula pubescens*. Подрост и подлесок развиты слабо. В травостое преобладают *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Calamagrostis canescens*, *Carex elongata* L. Отмечены *Calla palustris* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. и др. В моховом покрове доминирует *Sphagnum fimbriatum* Wils. Отмечены *Sphagnum squarrosum* Pers., *S. angustifolium*, *S. magellanicum*. Дальнейшее увеличение степени увлажнения наблюдается в ряду ассоциаций болотной растительности № 8—11. Сообщества ассоциации № 8 Pinetum sphagnosum встречаются по окрайкам болотных массивов. Почвы торфяные. Мощность торфяного горизонта колеблется от 0.4 до 1.5 м. Глубина залегания водоносного слоя в июле составляет 20—30 см. Древесный ярус сложен исключительно *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*. Травяно-кустарничковый ярус сформирован *Ledum palustre* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Melampyrum pratense* L., *Vaccinium uliginosum* L. и др. В сплошном моховом покрове господствуют *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*. Сообщества ассоциации № 9 Sphagnetum magellanici встречаются в более обводненной безлесной части болотных массивов. Вода появляется на глубине 10 см от поверхности мохового яруса. Травяно-кустарничковый ярус сложен *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris* Pers., *Empetrum nigrum* L., *Drosera rotundifolia* L., а моховой — *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. fallax* и др. Для олиготрофных мочажин характерны сообщества ассоциации Sphagnetum falicis (№ 10), а для наиболее обводненных участков, где над сплошным покровом сфагновых мхов выступает вода, — Sphagnetum majoris (№ 11). Травяно-кустарничковый ярус этих двух ассоциаций очень сходен по видовому составу (*Carex limosa* L., *Scheuchzeria palustris* L., *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum* и др.), а моховой различен: в ассоциации № 10 доминирует *Sphagnum fallax*, а в № 11 — *S. majus*.

Рассмотренная схема ординации не позволяет однозначно определить ведущие факторы, обусловливающие варьирование проанализированной совокупности синтаксонов. В данном случае варьирование нельзя свести к небольшому числу факторов, что согласуется с законом многомерности растительности. Вместе с тем можно выделить локальные градиенты увеличения богатства почвы (3—5—4) и степени увлажненности местообитаний (7—8—9—10—11). Эти градиенты не совпадают с осями ординации и имеют явно нелинейную форму, что, очевидно, является правилом для выборок широкого фитоценотического диапазона (Noy-Meir, Whittaker, 1977; Maarel, 1980; Prentice, 1980; Самбук, 1980). Использование в качестве объектов ординации центров выделенных ассоциаций позволяет считать этот вывод более обоснованным, так как влияние случайных факторов на расположение объектов в пространстве ординации, имеющее место при ординации отдельных описаний, в данном случае сведено к минимуму. По этой же причине всю схему ординации синтаксонов следует признать более устойчивой и обоснованной, чем ординацию отдельных описаний. Данная схема подтверждает правомерность выделения синтаксонов (в пространстве ординации не наблюдается наложения синтаксонов друг на друга), соответствует сукцессионным и экологическим связям между ними и позволяет представить результат исследований в достаточно наглядной форме.

Выделение типов растительных сообществ с последующим расположением в некоторой системе координат соответствует единству дискретности и непрерывности, являющемуся коренным свойством растительности, и укладывается в обобщенную схему классификации (Siegel, 1956), включающую три этапа: 1) выделение типов объектов, 2) расположение объектов в ряды на основании изменения какого-либо признака, 3) количественное измерение расстояния между элементами ряда. Отмечалось (Василевич, 1971), что классификация растительности еще находится на этапе выделения типов объектов. Синтез классификации и ординации позволяет говорить о возможности перехода на следующую ступень в познании закономерностей растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Статистический подход к растительной ассоциации. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1963, вып. 15, с. 94—105. — *Василевич В. И.* Что считать естественной классификацией? — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966, с. 177—190. — *Василевич В. И.* К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. — В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971, с. 111—124. — *Василевич В. И.* Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 5, с. 617—626. — *Васи-*

левич В. И. Эвристико-статистический метод классификации растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 18—31. — *Василевич В. И., Сырокомская И. В.* Опыт флористической классификации суходольных лугов Северо-Запада европейской части СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1399—1406. — *Ниценко А. А.* Еловые леса Ленинградской области. — Вест. ЛГУ, сер. биол., 1960, № 9, с. 5—16. — *Самбук С. Г.* Использование мер отрицательного обилия видов для установления степени экологического сходства между сообществами. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 335—344. — *Самбук С. Г.* К выявлению флористической неполночленности растительных сообществ. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 625—631. — *Bray J. R., Curtis J. T.* An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. — Ecol. Monogr., 1957, vol. 27, N 4, p. 325—349. — *Frydman I., Whittaker R. H.* Forest assotiations of southeast Lublin Province. — Poland. Ecology, 1968, vol. 49, N 5, p. 896—908. — *Goodall D. W.* Sample similarity and species correlation. — In: Handbook of Vegetation Science. — The Hague, 1973, vol. 5, p. 105—156. — *Greig-Smith P. M., Austin M. P., Whitmore T. C.* The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association-analysis and principal component ordination of rain forest. — J. Ecol., 1967, vol. 55, N 2, p. 483—503. — *Groenewoud H.* Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forest by various biometric and other methods. — Ber. Geobot. Inst. Rubel. Zurich, 1965, Bd 36, S. 28—102. — *Hill M. O., Bunce R. G. H., Shaw M. W.* Indicator species analysis a divisive polythetic method of classification and its application to a survey native pinewoods in Scotland. — J. Ecol., 1975, vol. 63, N 2, p. 597—613. — *Johnson R.* A study of some multivariate methods for the analysis of botanical data.—In: Ph. D. Thesis: Logan, 1973, N 1, p. 3—20. — *Kershaw K. A.* Classification and ordination of Nigerian savanna vegetation. — J. Ecol., 1968, vol. 56, N 2, p. 467—482. — *Maarel E.* On the interpretability of ordination diagrams. — Vegetatio, 1980, vol. 42, N 1—3, p. 3—87. — *Noy-Meir I.* Divisive polythetic classification of vegetation by optimized division on ordination components. — J. Ecol., 1973, vol. 61, N 3, p. 753—760. — *Noy-Meir I., Whittaker R. H.* Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. — Vegetatio, 1977, vol. 33, N 2—3, p. 79—98. — *Pielou E. C.* Introduction to mathematical ecology. N. Y.: Wiley, 1969. 286 p. — *Prentice I. C.* Vegetation analysis and order invariant gradient models. — Vegetatio, 1980, vol. 42, N 1—3, p. 33—123. — *Siegel H.* Non-parametric statistics for behavioral sciences. N. Y. 232 p. — *Whittaker R. H.* Gradient analysis of vegetation. — Biol. Rev., 1967, vol. 42, N 2, p. 207—264. — *Whittaker R. H.* Convergences of ordination and classification. — In: Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Rinteln, 1972, S. 39—54. — *Whittaker R. H.* Direct gradient analysis. — In: Handbook of Vegetation Science. — The Hague, 1973, vol. 5, p. 7—52. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. N. Y.: Macmillan, 1975. 385 p. — *Williams W. T., Dale M. B., Lance G. N.* Two outstanding ordination problems. — Austral. J. Bot., 1971, vol. 19, N 2, p. 251—258.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 XII 1982.

SUMMARY

Floristic criteria alongside with the evidence on species abundance have been used in establishing plant associations within a broad phytocoenotical range. The results of the study are represented in a diagram showing the ordination of the established syntaxa. Ordination has been carried out on the basis of the abundance measures counted by interspecific associations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.33 (235.35)

Н. И. Рубцов, А. П. Зубарев

БОЛОТА СРЕДНЕГОРНОГО ХАМАР-ДАБАНА

N. I. RUBTSOV, A. P. ZUBAREV. THE SWAMPS OF THE MIDDLE MOUNTAINOUS KHAMAR-DABAN

Приводится новый фактический материал, отражающий особенности современной природной структуры горных болот бассейна оз. Байкал. Дается общая и фациальная характеристики растительного покрова. Кратко рассматриваются вопросы стратиграфии, генезиса и возраста болотных отложений.

Слабая изученность природных условий горных ландшафтов отражается и на состоянии знаний об их заболоченности. В литературе приводятся ограниченные сведения о горных болотах, в том числе и по исследуемому региону. Схему районирования торфофонда М. И. Нейштадта (1938) без изменений используют другие авторы (Тюремнов, 1949, 1956). Заторфованность большей части бассейна оз. Байкал составляет 0.1—1%, а непосредственно характеризуемого нами ландшафта — менее 0.1%. Впоследствии для гор и горноравнинных территорий Н. Я. Кац (1971) выделил группы болотных провинций.

В большинстве имеющихся работ болота характеризуются по признакам растительности, почв, торфяных залежей. Это относится и к болотам Прибайкалья (Рещиков, 1965; Савич, 1967; Петрович, 1974). Авторы выделяют низинные и редкие верховые болота. Первые приурочены к притеррасным частям речных долин. На древних террасах рек Хамар-Дабана отмечены небольшие массивы верховых сфагновых болот. По растительности выделяются лесные, кустарниковые и болота мари. Материалы о растительности болот Прибайкалья крайне скудны, а о горных болотах Хамар-Дабана отсутствуют вообще.

С. Н. Тюремнов в особую категорию выделил горные торфяники, описав их в самых общих чертах. Данных о заболачивании поверхности бассейна оз. Байкал, объясняемых с ландшафтных позиций, в литературе нет, лишь некоторые общие закономерности были отмечены нами (Рубцов, 1978). В данной работе приводится новый фактический материал, отражающий особенности современной природной структуры горных болот бассейна Байкала.

Основной метод исследования — ландшафтное дешифрирование аэроснимков (Рубцов, 1976) — применялся с учетом специфики гор. В горах четче, чем на равнинах, отражена приуроченность болот к отрицательным формам рельефа. Болота формируются по днищам речных долин, лощин, седловин и различных депрессий и занимают эти формы полностью или только пониженные элементы и их части. Мы проводили исследования на территории среднегорного лесного Хамар-Дабана и в некоторых сопредельных ландшафтах (рис. 1).

Мы выделили несколько типов болот, среди которых наиболее распространены болотные урочища сточных котловин (Кс), пологих склонов (Сп) и горнодолинные (Г-Д). Кроме того, встречались урочища бессточных котловин (Кб), озерных пойм (По), подножий склонов (Спд) и др. Местами болотные урочища по днищам долин объединяются в простые системы урочищ.

Современная природная структура рассматривается на примере отдельных ключевых, т. е. типичных, болот. Иногда в литературе ключевыми называют болота, которые образуются в местах выхода грунтовых вод в виде восходящих и нисходящих ключей. Болота этого типа мы не выделяли вообще, по-

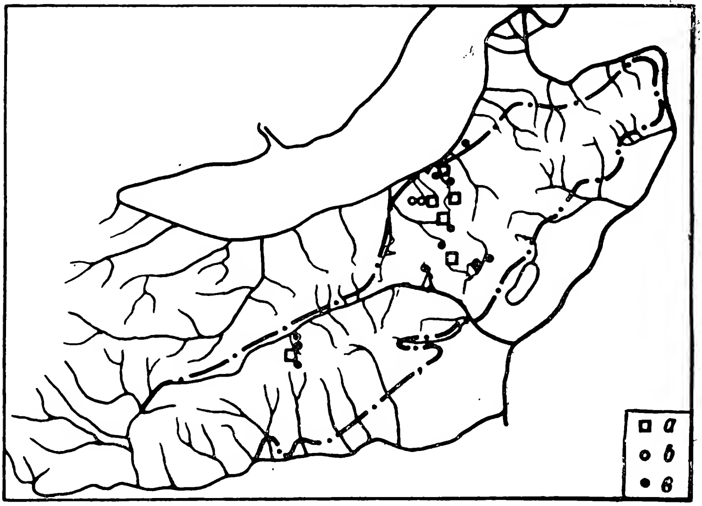


Рис. 1. Расположение и степень изученности обследованных болот.

а — полное описание ключевых болот и их стратиграфия, *б* — описана только современная природная структура, *в* — рекогносцировочные описания.

скольку подобное водное питание свойственно всем болотам в горах. Главное внимание в работе уделено описанию только одного компонента строения болот — растительности. Она наиболее ярко и физиономично отражает особенности структуры, а также характеризует закономерности болотообразовательного процесса и его динамику.

Наши исследования показали, что растительность горных болот Хамар-Дабана не отличается большим разнообразием. В основном она отражает эвтрофные условия развития, и только местами наблюдается переход к мезоэвтрофной фазе.

Эвтрофная растительность представлена, как правило, лесными ассоциациями. Состав древесных ярусов определяется общими закономерностями

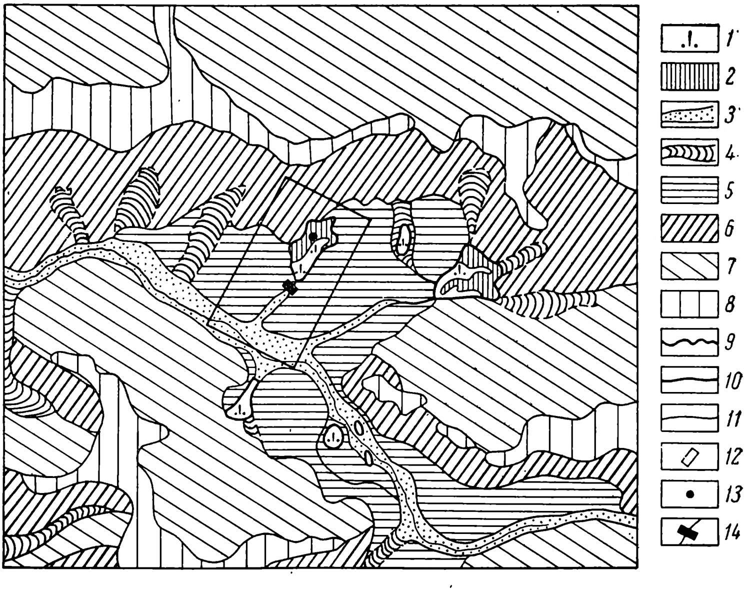
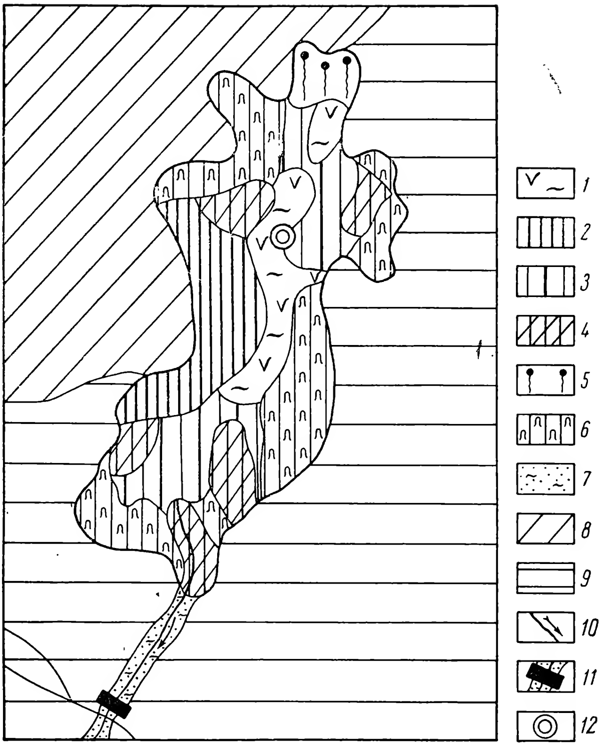


Рис. 2. Распространение болот в районе стационара «Хамар-Дабан».

Контуры болот выделены *жирной линией*. Сочетания болотных фаций в урочищах: *1* — безлесные; *2* — лесные; *3* — урочища днищ долин кустарниково-травяные, местами заболочены; *4* — подурочища днищ распадков кедрово-пихтовые. Суходольные урочища и их простые системы: *5* — террасовидные поверхности с молодыми смешанными пирогенными лесами; *6* — склоны мезохребтов южные и западные кедрово-пихтовые; *7* — склоны мезохребтов северные и восточные кедровые с пихтой; *8* — плакоры мезохребтов с кедрачом-пихтачом; *9* — русла речек. Границы: *10* — урочищ, *11* — фаций, *12* — территория с ключевым болотом, *13* — опорный разрез на ключевом болоте, *14* — плотина гидрологического водослива.

Рис. 3. Природная структура болотного урочища типа сточных котловин (Кс).

Болотные фации: *1* — безлесная кустарниково-осоково-сфагновая, *2* — периферия лесная, *3* — лесная кочкарно-осоковая, *4* — периферия редколесная, *5* — водосбор топяной, *6* — лесные окрайки, *7* — лесная фация — днище долины ручья кедрово-пихтовое. Окружающие суходольные урочища: *8* — склоны мезохребтов южные кедрово-пихтовые, *9* — террасы высокие и средние со смешанными пирогенными молодняками, *10* — русло ручья, *11* — плотина, *12* — опорный стратиграфический разрез на болоте.



распределения растительности в ландшафте. Так, в пределах территории с преобладанием темнохвойных пород древесные ярусы болотных ассоциаций представлены кедром, пихтой, елью с примесью березы. В других частях ландшафта распространены лиственница, лиственница с кедром, ель с лиственницей, местами — сосна. Эвтрофные лесные ассоциации обычно приурочены к периферии болотных урочищ. Нанорельеф, как правило, кочкарный. В напочвенном покрове доминируют осоковые, хвощово-осоковые и вейниковые группировки.

Мезоэвтрофные растительные ассоциации — самые обширные по занимаемой площади и разнообразные по составу растительности. Сюда входят как облесенные, так и безлесные фации. Древесный полог представлен кедром, кедром с пихтой, лиственницей с елью. Напочвенный покров — щитовниково-разнотравный, разнотравно-осоково-сфагновый и пушицево-сфагновый. В безлесных фациях формируются сфагновые, осоково-сфагновые, пушицево-сфагновые, кустарниково-сфагновые и ерниково-сфагновые ассоциации.

При классификации фаций наряду с местоположением используются признаки растительности. У облесенных фаций учитывается производительность насаждений, выражаемая суммарными запасами древесины всех ярусов (м^3/га).

Болота, которые мы рассматриваем в статье, находятся на территории, примыкающей к зоне главного водораздела среднегорного Хамар-Дабана. Общие закономерности формирования и распространения болот, их типологический состав во многом характерны для всей территории этого ландшафта. Приведенные материалы дают возможность получить представление об особенностях болотообразования и в других подобных ландшафтах бассейна оз. Байкал.

Объекты исследования находятся в верховье р. Левой Холяторки — одного из притоков р. Мишихи, впадающей в оз. Байкал.

На рис. 2 показаны особенности природной структуры территории, расположение на ней болот и детально описанного нами ключевого болота. Средний уровень поверхности плакоров мезохребтов примерно 1300, днища долины основной реки — 1150 м. Все болота находятся на днище последней и на днищах наиболее глубоко врезанных лощин.

Ключевое болото образовалось в расширенной верхней части лощины, врезанной в отложения террасовидной поверхности среднего уровня. Его площадь — около 4 га, абсолютная высота поверхности — 1180 м. Болото сформировалось под воздействием грунтовых вод, выходящих на поверхность у подножья склона мезохребта. В результате размыва рыхлых делювиально-пролювиальных отложений в зоне выхода грунтовых вод образовались эрозионно-суффозионные ниши, четко ограничивающие верхнюю часть болота от прилегающих склонов. В нижней части днище лощины сужается, ручейки соединяются в один. Здесь образуется небольшая долинка с четко очерченными склонами и днищем. Она соединяется с долиной р. Левой Холяторки, в которую и впадает ручей. В настоящее время болото занимает центральную и западную части лощины от эрозионно-суффозионных уступов до сужения перед началом долины. По приуроченности к форме рельефа и гидрологическому режиму болотное урочище относится к типу Кс. В его пределах выделено несколько фаций, показанных на рис. 3.

Растительный покров современных фаций представлен эвтрофными и мезоэвтрофными ассоциациями. В центральной части урочища находится безлесная кустарниково-осоково-сфагновая ассоциация. Периферия и окрайки заняты пихтово-кедровыми древостоями с примесью ели и березы. Кратко охарактеризуем растительный покров всех фаций болотного урочища (см. таблицу).

Состав растительности болотных фаций (1—6)

Вид	Обилие по Друде					
	1	2	3	4	5	6
Кустарники						
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	cop$_1$	—	sp	cop$_1$	—	sol
Juniperus sibirica Burgsd.	sp	—	—	sol	—	—
Salix sp.	—	—	sp	sp	—	sol
Lonicera pallasii Ledeb.	—	—	—	—	sp	—
Травы и кустарнички						—
Carex cespitosa L.	cop$_1$	cop$_1$	cop$_2$	cop$_1$	sp	sp
C. globularis L.	cop$_1$	sp	—	sp	—	sp
Polemonium caeruleum L.	sol	—	—	sol	sol	sol
Parnassia palustris L.	sp	—	—	—	—	—
Galium boreale L.	sol	—	—	sol	—	—
Vaccinium myrtillus L.	—	cop$_1$	sol	—	—	sp
V. vitis-idaea L.	—	—	sol	—	—	—
Linnaea borealis L.	—	sp	sp	—	—	—
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	—	sp	sp	—	—	—
Trientalis europaea L.	—	sol	—	—	—	—
Veratrum lobelianum Bernh.	—	sol	—	—	sol	sol
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	sol	sol	—	sol	sol	—
Aconitum turczaninowii Worosch.	—	sol	—	—	—	—
A. excelsum Reichenb.	—	sol	—	—	sol	—
Cirsium heterophyllum auct. fl. Sib.	—	sol	—	sol	sol	—
Viola uniflora L.	—	sol	—	—	—	—
Myosotis palustris (L.) L.	—	sol	—	—	sp	—
Geranium sp.	—	sol	—	—	sol	sol
Vicia cracca L.	—	—	sol	sol	—	—
Angelica sylvestris L.	—	—	—	sol	—	—
Equisetum pratense L.	—	—	—	—	sp	—
E. sylvaticum L.	—	—	—	—	cop$_1$	—
E. arvense L.						
Trollius asiaticus L.	—	—	—	—	sp	—
Cardamine macrophylla Willd.	—	—	—	—	cop$_1$	—
Rubus arcticus L.	—	—	—	—	—	sp
Мхи						
Sphagnum russowii Warnst.	cop$_2$	—	—	—	sol	—
S. warnstorfii Russ.	cop$_1$	—	—	—	—	—
Meesia triquetra (Hook. et Tayl.) Aongstr.	sol	—	—	—	—	—
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	sol	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	—	sp	—	—	—	sol
Polytrichum commune Hedw.	—	—	—	—	—	cop$_1$
Mnium sp.	—	—	—	—	sp	—
Pleurosium schreberi (Brid.) Mitt.	—	—	—	—	sol	sp

1. Безлесная кустарниково-осоково-сфагновая фация

Фация находится в центральной части болотного урочища в виде узкой полосы с небольшим разрывом в верхней части. Древостой отсутствует, и растительный покров представлен кустарниково-осоково-сфагновой ассоциацией. Кустарниковый ярус составляют *Pentaphylloides fruticosa*, *Juniperus sibirica*. В травяном покрове доминируют *Carex cespitosa*, *C. globularis*, в меньшем обилии встречены *Polemonium caeruleum*, *Parnassia palustris* и др. Моховой покров из *Sphagnum russowii*, *S. warnstorfii* и единичных экземпляров зеленых мхов — *Meesia triquetra*, *Tomenthypnum nitens*.

2. Фация — периферия лесная

Размещается относительно крупным участком в середине западной половины болота. Поверхность ровная, дренируется ручьем, уровень грунтовых вод низкий. Растительный покров представлен пихтово-кедровой мелкотравно-осоковой ассоциацией. Древостой из кедра и пихты отличается относительно высокой производительностью — 160 м^3/га. Мощность торфа 150—170 см. В конце августа в нижних горизонтах торфяной толщи сохраняется многолетняя мерзлота.

В напочвенном покрове доминируют *Carex cespitosa*, *C. globularis*, *Vaccinium myrtillus* и мелкотравье: *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, единично отмечены *Veratrum lobelianum*, *Calamagrostis purpurea*. Моховой покров из отдельных пятен сфагнума и зеленых мхов. Ближе к окрайке болота нанорельеф становится кочкарным, исчезают мхи и появляется высокотравье — *Aconitum turczaninowii*, *A. excelsum*, *Cirsium heterophyllum* auct.

3. Лесная кочкарно-осоковая фация

Эта фация встречается отдельными участками в центральных частях болотного урочища в виде своеобразного окаймления безлесной фации, являясь как бы переходной ступенью от последней к лесной фации. Растительный покров представлен елово-пихтовой кочкарно-осоковой ассоциацией. Древостой неравномерный, разной сомкнутости, состоящий из ели и пихты с примесью кедра и березы. В сравнении с лесной периферией он в большей степени угнетен, о чем свидетельствует и производительность древостоя, которая в 3 раза ниже.

Нанорельеф крупнокочковатый. Кочки до 50—60 см высотой, образованы *Carex cespitosa* и *Calamagrostis purpurea*. Мощность торфа в верхней части болота достигает 150 см и более, в нижней не превышает 50—60 см.

Кустарниковый ярус средней густоты из *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix* sp. Между осоковых кочек нередко встречаются открытая вода, либо подушки сфагнума. На приствольных повышениях представители таежного мелкотравья — *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*. В более дренированных частях фации у подножья склона встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Vicia cracca*, *Galium boreale*.

4. Фация — периферия редколесная

В пределах урочища эта фация встречается еще более мелкими участками, но в отличие от предыдущей в большей степени тяготеет не к центру, а к периферии, к окрайкам болота. По составу растительности она также близка к предыдущей. Коренная ассоциация пихтово-еловая с березой кустарниково-осоковая. Фация занимает поверхность болота с избыточным проточным увлажнением, поэтому много вывалов, кочек и заполненных водой ям. Древостой еще более разрежен и угнетен, представлен тонкомерной пихтой, елью и березой с запасом не более 20 м^3/га. Подлесок густой из *Pentaphylloides fruticosa* и *Salix* sp.

Мощность торфа участков, прилегающих к центральной части болота, достигает 1.5 м, на окрайках торф выклинивается и на поверхность выступают сильно гумусированные иловатые суглинки.

5. Фация — водосбор топяной

Рассматриваемая фация размещается в самой верхней части — «головке» болота — у эрозионно-суффозионной ниши, где выклиниваются грунтовые воды в виде многочисленных ключей и идущих от них водотоков. Этим и обусловлено мозаичное размещение растительного покрова, который представлен пихтово-еловой с кедром и березой осоково-хвощовой мозаичной ассоциацией.

Бóльшая часть поверхности фации безлесна. Вдоль водотоков сплошные заросли из *Cardamine macrophylla*. Между ними равномерный покров *Carex cespitosa*, *Equisetum arvense*, *E. sylvaticum*, единично встречены *Cirsium heterophyllum* auct., *Polemonium caeruleum*, *Calamagrostis purpurea*. На почве зеленые мхи. Древостой отмечен на более дренированных повышениях и гривках, а также образует внешнее окаймление. Он представлен тонкомерной пихтой, елью, кедром и березой.

Между водотоками располагаются сильно увлажненные, подчас совершенно лишенные растительности топяные участки.

6. Фация — лесные окрайки

Фация окаймляет болотное урочище и расположена на его границе с суходольными элементами ландшафта, поэтому и растительность по своему составу занимает как бы промежуточное положение между лесными периферийными и суходольными фациями. Поверхность фации выположена; нанорельеф не выражен или выражен очень слабо в виде вывалов, приствольных кочек, валежа.

Древостой представлен кедром с примесью пихты. В напочвенном покрове доминируют *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus*, менее обильны *Polemonium caeruleum*, *Veratrum lobelianum*, *Geranium* sp., *Rubus arcticus*. Поверхность почвы на 80% покрыта зелеными мхами с доминированием *Polytrichum commune*.

Собственно торфяные болотные отложения в фации отсутствуют, имеются лишь торфянистые болотные почвы и гумусированные поверхностные отложения с глеевыми почвами.

Мы описали все болотные фации урочища. Окружающие суходолы не характеризуются, названия их даны в подписях к рисункам. Исключение сделано для днища долины ручья, которое непосредственно примыкает к болоту.

Как отмечалось, болото заканчивается сужением лощины и переходит в четко выраженное днище долины ручья, ширина которого не превышает 20 м. Здесь мы выделяем лесную фацию — днище долины ручья кедрово-пихтовое. Ширина русла в пределах 30—50, врез до дна водотока — 20—30 см.

Древостой послепожарный, кедрово-пихтовый с елью и березой. Кустарниковый ярус довольно густой, из *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix* sp., *Juniperus sibirica*. Нанорельеф кочкарный. Крупные до 50 см кочки образованы *Carex cespitosa*, *Calamagrostis purpurea*, между ними *Cirsium heterophyllum* auct., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Trollius asiaticus*, *Heracleum sibiricum* L., *Aconitum excelsum*, *A. volubile* Pall. ex Koelle, *Bupleurum aureum* Fisch.

Лесные фации болотных урочищ типа Кс близки между собой по некоторым общим признакам растительности. Все они характеризуются кочкарным нанорельефом и осоково-вейниковым и осоково-высокотравным напочвенным покровом. Различия между фациями заключаются в составе и производительности древостоев. Они обусловлены степенью дренированности поверхности.

Безлесные фации каждого из обследованных болот рассматриваемого типа различаются положением в рельефе местности и признаками напочвенного покрова. Так, в лощине у стационара «Хамар-Дабан» растительность безлесной фации представлена кустарниково-осоково-сфагновой ассоциацией, в верхней приводораздельной части междуречья рек Большой и Средней Ивановки доминирует ерниково-осоково-сфагновая ассоциация, в дельте р. Мысовки — пушицево-осоково-сфагновая.

По общим внешним признакам лесные фации болотных урочищ схожи не только в пределах типа, но и у болот разных типов, поэтому особенности болот легче выявляются по напочвенному покрову безлесных фаций. Например, в урочищах пологих склонов безлесные фации характеризуются грядово-мочажинным комплексом с осоковой ассоциацией в мочажинах и ерниково-осоковой либо пушицево-сфагновой на грядах. Безлесные фации пойменных болот заняты ерниково-сфагновой ассоциацией. У болотных урочищ типа озерных пойм в центральных частях Хамар-Дабана развиваются мерзлотные процессы с образованием бугристого микрорельефа и соответствующей дифференциацией растительности.

Своеобразны болота горно-долинного типа. На территории светлохвойных лесов у них наблюдается переход в мезоолиготрофную фазу с появлением сосновых древостоев.

В нашу задачу не входит детальный стратиграфический анализ, мы отметим только общие особенности стратиграфии, присущие всем обследованным на Хамар-Дабане горным болотам.

Заболачивание происходило по суходольному варианту, поэтому ни в одном из обследованных болот не отмечено сапропелей и других отложений озерного происхождения в основании разрезов. Мало того, оно начиналось с заболачивания лесов, и только в пойменных болотах в основании толщи болотных отложений находятся топяные торфа.

Мы отметили два варианта строения торфяных залежей, свидетельствующих об одной и той же тенденции в развитии болот. В безлесных фациях, за исключением пойменных, в основании разрезов находится маломощная прослойка древесных торфов, которая сменяется топяными осоковыми торфами, составляющими бóльшую часть толщи. В верхней части разрезов появляется прослойка лесотопяных торфов до 0.5 м или сфагново-осоковых в пойменных и им подобных болотах не более 0.2 м.

В лесных фациях древесными торфами может быть сложена вся толща болотных отложений или в нижней трети разреза после древесной прослойки находится небольшой слой лесотопяных древесно-осоковых торфов; в некоторых разрезах ими сложена вся толща. Но общая тенденция здесь выражается в увеличении содержания древесных остатков в верхних частях разрезов, что свидетельствует о повышении производительности древостоев на болотах, причем в некоторых лесных фациях она достигает величины 160—170 $м^3$/га и более.

При изучении современной структуры болот мы находим объяснение этому явлению. Оно связано в первую очередь с самоосушением поверхности болот вследствие нарастания торфяных залежей. Естественного напора в восходящих ключах, питавших торфяную залежь, уже не хватает для достижения поверхности болот, сформировавшиеся вокруг них воронки постепенно зарастают с поверхности и заполняются торфом внутри. Ключевые воды начинают пробивать себе пути для стока в основании толщи болотных отложений. Кроме того, даже небольшие ручейки, которые протекали ранее по болоту, постепенно прорезают торфяные отложения до минерального основания и уже не в состоянии увлажнять почвенные горизонты. Это вызывает осушение поверхности болот и обедняет условия питания болотной растительности.

Таковы частные внутренние причины, вызывающие осушение поверхности болот, появление на месте безлесных фаций лесных и повышение производительности древостоев.

На ряде болот были отобраны образцы для спорово-пыльцевого анализа. В спорово-пыльцевых спектрах всех болотных фаций прослеживается в первую очередь влияние окружающих болото условий. Иначе говоря, спорово-пыльцевые спектры показывают господство той растительности, которая находится вокруг болот. Что касается особенностей развития самих болотных фаций, то спорово-пыльцевые данные четкого представления об этом не дают.

Максимальный возраст современных болот Хамар-Дабана, согласно данным радиоуглеродного анализа, произведенного в Институте леса и древесины им. В. Н. Сукачева Э. В. Старичковым и В. А. Жидовленко, составляет 6940 ± 70 лет.

ЛИТЕРАТУРА

Кац Н. Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 296 с. — *Нейштадт М. И.* Торфяные запасы Азиатской части СССР. — Тр. Центр. торф. опыт. станции, 1938, вып. 4. 79 с. — *Петрович П. И.* Низинные торфяные почвы Бурятии. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1974. 139 с. — *Рещиков М. А.* Болота. — В кн.: Предбайкалье и Забайкалье. М.: Наука, 1965, с. 273—274. — *Рубцов Н. И.* Особенности методики исследования болот. — В кн.: Ландшафтный метод лесного дешифрирования аэроснимков. Новосибирск: Наука, 1976, с. 7—44. — *Рубцов Н. И.* Закономерности размещения и развития болот в связи с рельефом земной поверхности на примере Хамар-Дабана. — В кн.: Генезис и динамика болот, вып. 1. М.: МГУ, 1978, с. 31—36. — *Савич Н. М.* Посольское болото. — В кн.: Геоботанические исследования на Байкале. М.: Наука, 1967, с. 302—340. — *Тюремнов С. Н.* Торфяные месторождения и их разведка. М.; Л.: Недра, 1949, 464 с. — *Тюремнов С. Н.* Районирование торфяных месторождений. — В кн.: Торфяные месторождения Западной Сибири. М.: Госэнергоиздат, 1956, с. 129—142.

Байкальский филиал экологической токсикологии,
ВНПО Бумпром,
Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 27 V 1982.

УДК 582.475 (470.23)

Бот. журн., т. 69, № 2

М. М. Игнатенко

PINUS SIBIRICA (*PINACEAE*) В ОКРЕСТНОСТЯХ ЛЕНИНГРАДА

M. M. IGNATENKO. *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*) IN THE ENVIRONS OF LENINGRAD

Излагаются исторические факты об интродукции *Pinus sibirica* в окрестностях Ленинграда, некоторые биологические особенности представителей вида в этом регионе — рост и развитие, отношение к климатическим и почвенным условиям, данные о конкретных местах произрастания сибирского кедра, высоте и диаметре деревьев, семеношении и качествах семян.

Pinus sibirica Du Tour — сосну кедровую сибирскую, или сибирский кедр, благодаря многостороннему использованию полезных качеств дерева, высоким декоративным и фитонцидным свойствам, ценным семенам, нетребовательности к почвенно-климатическим условиям с давних пор начали разводить за пределами своего ареала, в том числе и в европейской части СССР.

Разведение сибирского кедра под Петербургом было начато еще Петром I. М. Ф. Петров (1966) сообщает, что в летописи города Соликамска имеется запись о том, что в 1724 г. получен указ Петра об отправке в Петербургские сады 1300 кедровых деревьев. О желании Петра выписать сибирские кедры для Петергофского парка говорит и А. Ф. Гейрот (1868).

Разведение сибирского кедра под Ленинградом производилось не только посадкой дичков, присылаемых из Сибири, но и посевом семян. В 1840 г. в статье «Об успехе посева шишек сибирского кедра в Лесном и Межевом институтах и в Лисинском учебном лесничестве» «Лесной журнал» сообщал: «в Лисинском лесничестве из кедровых семян, посеянных как в апреле, так и осенью прошлого года, взошло нынешней весной в мае и в первых числах июня довольно значительное количество молодых дерев» (с. 288). Хотя отсутствуют данные о местах пересадки этих деревьев из питомника, но отдельные сообщения говорят о том, что уже в первой половине XIX в. были попытки разводить сибирский кедр под Петербургом.

Особенно интенсивное размножение *P. sibirica* под Ленинградом началось с 1953 г. Для этой цели высевали семена, присылаемые с Урала, Сибири, в опытных целях использовали семена местной репродукции (Игнатенко, 1981).

Большое количество саженцев этого вида выращивали в питомнике Всеволожского парклесхоза. Только за 10-ю пятилетку из питомника отпущено

11.8 тыс. саженцев *P. sibirica*, из них 8.7 тыс. (73.7%) — для озеленения Ленинграда. Уже появились куртины сибирского кедра в парках Сосновка, Тихий отдых, им. Челюскинцев, в сквере Юннатов, в парках Петродворца, а также в Московском, Фрунзенском, Калининском, Выборгском, Ждановском, Пушкинском и других районах Ленинграда. Более 40 тыс. саженцев высажены в пригородные леса и парки. В настоящее время в питомнике Всеволожского парклесхоза растет 8.5 тыс. саженцев *P. sibirica*, которые в ближайшие годы будут высажены в леса, сады и парки.

Большие посадки сибирского кедра проводятся в лесхозах Ленинградской обл., за 12 лет (1967—1978 гг.) посажено 869 га культур *P. sibirica*. Особенно хорошо кедровые посадки чувствуют себя в некоторых лесничествах Лисинского, Тихвинского и других лесхозах.

Несмотря на то что интродукция *P. sibirica* началась сравнительно давно, биологические особенности вида в культуре под Ленинградом изучены недостаточно. В некоторой степени мы стремимся устранить этот пробел. При обследовании садов, парков, старых усадеб и отдельных насаждений в окрестностях Ленинграда выявлено свыше 600 семеносящих деревьев *Pinus sibirica* (табл. 1).

Большой интерес представляют шесть семеносящих деревьев сибирского кедра, растущих в г. Зеленогорске на проспекте Красных Командиров. Деревья почти ежегодно семеносят; высокая урожайность была отмечена в 1980 г. На одном дереве насчитывалось 354 шишки, на другом — 486. На многих побегах в урожайные годы бывает по 2—3, а иногда и по 4 шишки в одном узле.

Уместно отметить, что под пологом некоторых деревьев *P. sibirica* обнаружено естественное возобновление сибирского кедра. Это лучший показатель всхожести семян местной репродукции, а значит и успешной адаптации этого вида в данной местности, далеко за пределами его ареала. Заложение генеративных органов, семеношение интродуцента в новых для него условиях, а тем более образование устойчивого жизнеспособного самосева и подроста показывают высокую степень адаптации вида.

Наблюдение за прохождением фенологических фаз показало, что *P. sibirica* под Ленинградом трогается в рост в период с 5 до 10 мая. Продолжительность роста за вегетацию составляет 40—45 дней. Среднесуточный прирост главного побега (за 6 лет исследований) составил 4.3 мм. Наиболее интенсивный рост — с 25 мая по 10 июня. Максимальный прирост — с 5 по 10 июня (в среднем за сутки 7.6 мм).

В некоторые годы наблюдается вторичный прирост побегов. Ростовые почки, заложенные в июне, в конце июля—начале августа начинают расти, достигая 4—8 см дл. Характерно, что все удлиненные, не покрытые хвоей побеги, выросшие при вторичном росте, к концу августа—началу сентября приостанавливают свой рост и почки дополнительно не закладывают. В таком состоянии они зимуют. Весной следующего года эти побеги продолжают свой рост, не образуя мутовок. При неоднократном обследовании вторичного прироста повреждение его морозом не наблюдалось. Явление вторичного роста побегов отмечали З. И. Трофимова (1955), М. Н. Ширская (1964), В. А. Елагина (1968) в естественном ареале вида. Вторичный прирост обычно наблюдается в те годы, когда после засушливого лета в августе устанавливается теплая погода с обильными дождями, вследствие чего пробуждение почек происходит в год их образования.

Наблюдения показывают, что рост хвои продолжается до 55 дней (до третьей декады июля) — на 30 и более дней позже окончания роста побегов. Неравномерность роста хвои в течение сезона в известной степени зависит от погодных условий. Продолжительность жизни хвои под Ленинградом составляет 3—5 лет.

Мы изучали биологические особенности «цветения», семеношения, качество семян сибирского кедра в условиях Ленинградской обл. Эти вопросы не были освещены в специальной литературе. Установлено, что заложение мега- и микростробилов *P. sibirica*, как и в его ареале, происходит в сентябре (в год, предшествующий «цветению»). В это время под микроскопом можно видеть удлиненную почку со спирально расположенными на ней микростробилами.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика роста и развития *Pinus sibirica* в Ленинградской обл.

Место произрастания деревьев	Год обследования	Число деревьев, шт.	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Диаметр проекции кроны, м	Семеношение
Зеленогорск							
Пр. Красных Командиров, д. 23	1980	6	100	14—17	44—62	7—8	Хорошее
Санаторий «Теремок»	1980	2	150	19—22	68—72	11	Удовлетворительное
Усадьба ветлечебницы	1978	2	120	21—23	52	7	То же
Усадьба детдома № 60	1978	4	100	11—15	26—38	4—6	—
Исполкомовская ул., д 9/8	1978	2	90	14—15	48	5—6	Слабое
Исполкомовская ул., д. 4	1978	2	80	15	40	5	»
Исполкомовская ул., д. 7	1978	1	80	14	44	6	—
Парковая улица	1978	6	100	14—17	36—48	5—6	Хорошее
Пансионат «Ленинградец»	1980	7	80	12—17	36—48	4—6	Удовлетворительное
Приморское шоссе (61 км)	1981	2	120	19—21	50—54	6	То же
Бывший дом отдыха «Энергетик»	1980	2	70	11—16	24—40	3—5	Слабое
Хвойная ул., д. 2	1980	2	80	14—16	40—52	5—6	Удовлетворительное
Пр. Красных Командиров, д. 10 и 27	1980	5	90	13—18	24—42	3—5	То же
Ул. Госпитальная, д. 8	1980	3	90	15—23	28—44	4—6	Слабое
Ул. Красноармейская, д. 3	1980	2	120	15—18	46	6	»
Усадьба больницы	1980	3	130	14—16	40—50	7	Удовлетворительное
Березовая ул., д. 5	1980	2	45—60	8—18	16—40	3—6	—
Санаторий «Восход» (62 км)	1980	14	100	8—21	24—52	3—6	Хорошее
Ул. Кавалерийская, д. 24	1980	4	80	11—18	32—48	5—6	Слабое
62-й км Приморского шоссе	1980	2	90	14	40—48	6	»
Санаторий «Теремок» (1-й корпус)	1980	2	90	16—18	32—40	3—4	»
Ул. Кузнечная	1980	1	70	15	20	4	—
Пионерлагерь Лениздата	1980	1	90	13	36	6	—
У кочегарки (для больницы)	1980	2	90	16	42	5	—
Санаторий Московского района	1979	1	120	18	50	6	—
Проспект им. Ленина	1979	2	50	9	18—20	3	—
Ушково	1979	28	60—100	11—18	16—52	3—8	Удовлетворительное
Серово	1981	18	70—120	12—20	28—56	5—10	Хорошее
Итого по Зеленогорску		127					
Рощино	1980	5	90	12—18	20—52	3—8	Удовлетворительное
Линдуловское лесничество (квартал № 2)	1980	16	40	16—17	18—24	4—5	Слабое
Пос. Лебяжье	1980	1	40	15	20	3	—
Парки г. Ломоносова	1980	8	70	20—22	24—36	3—4	Удовлетворительное
Ст. Песочная, 466-я школа	1977	11	30	6—8	8—12	3—4	—
Лисинский лесхозтехникум	1978	1	85	14	28	4	—
Гатчинский парк	1980	4	60—80	10—14	24—40	2—5	Слабое
Ст. Озерки, Большая Озерная, д. 61—63	1980	2	100	15—18	44—48	6	Хорошее
Щегловский парк	1980	9	110	12—18	40—52	3—6	Слабое
Усадьба Щегловской школы	1980	2	150	14—16	52—60	7—8	Хорошее
Дер. Акулова гора Лодейнопольского р-на	1980	10	120	21	56—58	6—8	Удовлетворительное
Пос. Богатыри Приозерского р-на	1980	3	60	16	16—22	3—4	То же
Некрасовское лесничество (кв. 30)	1980	21	60	11—14	16—24	4—7	Удовлетворительное
Парк «Приютино»	1980	2	100—180	21	48—68	5—11	Слабое

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Место произрастания деревьев	Год обследования	Число деревьев, шт.	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см	Диаметр проекции кроны, м	Семеношение
Колтушский парк	1980	44	45	5—8	12—24	3—5	Удовлетворительное
Стрельна, Парковая ул.	1980	1	80	14	44	5	—
Константиновский парк (г. Стрельна)	1980	29	90	7—14	24—40	3—7	Хорошее
Стрельнинский лесопитомник	1980	2	110	14—17	48	6	»
Парк «Беззаботный»	1980	2	160	21—25	42—68	7	Удовлетворительное
Петродворец, Нижний парк	1979	7	50—100	8—27	16—51	3—11	Слабое
Парк «Александрия»	1979	4	100	14—18	32—48	5—7	Удовлетворительное
Парк «Знаменский»	1979	6	80—100	12—26	24—60	4—8	Хорошее
Отделение «Красный Октябрь» совхоза Скреблово	1979	8	200	15—21	42—76	7—12	»
Черемeнецкая турбаза	1979	10	90	12—18	20—48	3—6	Слабое
Г. Приморск, контора леспромхоза	1980	3	30	4.5	12	2	—
Выборгское лесничество (квартал № 20)	1980	61	50	12—20	16—32	3—5	—
Калининское лесничество Выборгского лесхоза (квартал № 38)	1982	120	70	18	18—24	5—6	Слабое
Антикайненское лесничество (кв. 20) Приозерского леспромхоза	1980	16	50	12—20	16—21	3—4	Слабое
Бородинское лесничество (кв. 37) Лесогорского леспромхоза	1981	79	55	15—18	24—28	4—5	—
Озерное лесничество (кв. 32, 40) Выборгского леспромхоза	1982	21	60	12—20	24—32	4	Слабое
Пос. Гончарово Выборгского района	1982	6	60	10	12—28	3	»
Кв. 94 Лужайского лесничества	1982	2	100	20	20	3	—
Кв. 131 Комсомольского лесничества	1982	3	70	12	20	3	—
Всего деревьев . . .		646					

Примечание. Тире обозначает отсутствие семеношения в обследуемый год.

В августе под микроскопом легко обнаруживаются зачатки мегастробилов, а в конце сентября последние внешне сходны с настоящей шишкой. Наши данные согласуются с исследованиями Т. П. Некрасовой (1961), изучавшей заложение стробилов у сибирского кедра из Западной Сибири, и Н. В. Котеловой (1956), исследовавшей этот процесс у сосны обыкновенной.

Фаза распускания микро- и мегастробилов в условиях Ленинградской обл. протекает в конце мая—начале июня. Однако невооруженным глазом микростробилы обнаруживаются еще в середине вегетационной фазы «распускания почек», когда у основания растущего побега можно заметить некоторое утолщение, являющееся скоплением микростробилов. После сбрасывания чешуй репродуктивных почек (конец мая—начало июня) микростробилы темно-красного цвета хорошо выделяются на фоне темно-зеленой хвои. Мегастробилы образуются в верхних частях побегов текущего года, когда последние заканчивают свой рост.

Фаза начала пыления микростробилов начинается, когда сумма эффективных температур превышает 300°. Это отмечала и А. Н. Николаева (1965), исследовавшая «цветение» этого вида в условиях Западного Саяна. Начало пыления микростробилов под Ленинградом падает на вторую половину июня. Признаками наступления фазы пыления являются единичное растрескивание микроспорангиев и высыпание из них микроспор. Раскрытие микроспорангиев — акропетальное.

Фаза массового пыления наступает через 2—3 дня после его начала. В это время микроспоры высыпаются почти из всех микроспорангиев. Продолжительность пыления зависит от условий погоды: жаркая сухая погода активизирует пыление, дождливая и прохладная замедляет. Даты начала и продолжительности пыления растений в Зеленогорске приводятся в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Даты последних весенних заморозков,
продолжительность пыления сибирского кедра
и суммы эффективных температур ко времени начала пыления

Год исследования	Дата последнего весеннего заморозка	Дата начала пыления (июнь)	Сумма эффективных температур к началу пыления, °C	Дата окончания пыления (июнь)	Продолжительность пыления (дни)
1964	22 мая	20	316	26	7
1965	30	25	322	30	6
1966	8 июня	19	326	25	7
1967	7 мая	23	338	30	8
1968	26	22	346	29	8
1969	5	24	332	28	5
1970	17	16	323	24	9
1971	26	17	307	22	6
1972	18	19	335	22	4
1973	29 апреля	12	333	19	8
1974	22 мая	28	342	30	3
1975	20 апреля	13	345	18	6
1976	28 мая	28	311	30	3
1977	27	16	344	19	5
1978	10	22	336	25	4
1979	4	14	340	18	5
1980	22 апреля	17	335	19	3
В среднем за 17 лет	15 мая	19	325	24	6

К концу пыления почти пустые микроспорангии приобретают желтый цвет, сморщиваются, а микроспоры обнаруживаются только на единичных микростробилах.

Нужно отметить, что микроспорофиллы образуют большое количество микроспор — в условиях Ленинградской обл. до 47.4% от своего веса. Фертильность свежесобранных микроспор составляла 86.4%.

Некоторые исследователи (Махров, 1932; Каппер, 1954; Шиманюк, 1964) утверждают, что репродуктивные органы сибирского кедра часто повреждают весенние заморозки. Наши данные не подтверждают этого. Анализ многолетних температур показал, что самая поздняя дата последнего весеннего заморозка была 8 июня (1966 г.). «Цветение» сибирского кедра под Ленинградом почти, как правило, происходит во второй половине июня, т. е. когда заморозки практически всегда отсутствуют (табл. 2).

В литературе приводятся сведения о позднем (в возрасте 20—30 лет) вступлении сибирского кедра в фазу «цветения» и семеношения (Ванин, 1960; Гроздов, 1960; Некрасова, 1961; Петров, 1961). В Глуховском, Стрельнинском и Всеволожском парклесхозах (под Ленинградом) мы выявили развитие репродуктивных органов у этого вида в возрасте 9, 12 и 14 лет. После искусственного опыления отмечены случаи формирования нормальных шишек с доброкачественными семенами. Образованию мега- и микростробилов в таком молодом возрасте способствовала пересадка саженцев в благоприятные условия, где они были обеспечены хорошим уходом, росли на плодородных почвах при достаточном освещении (Игнатенко, 1966, 1967).

Фенологические наблюдения показали, что у многих деревьев *P. sibirica* обнаруживается дихогамия: в большинстве случаев протерандрия. В то время, когда микроспорангии начинают пылить, мегастробилы на этом же дереве в большинстве случаев находятся еще в закрытом состоянии и не способны к восприятию микроспор. Фаза раскрытия мегастробилов начинается через 3—4 дня после начала пыления микростробилов. В это время чешуи женских шишечек отходят на 60—70° от оси стробила, предоставляя микроспорам возможность свободного попадания к семяпочкам.

По нашим наблюдениям, мегастробилы в раскрытом состоянии находятся от 4 до 6 дней, после чего (независимо от того, произошло опыление или нет) кроющие чешуи смыкаются, плотно прилегая друг к другу. Неопылившиеся мегастробилы через 2—3 недели засыхают и опадают. После опыления и смыкания кроющих чешуй шишки становятся твердыми. В это время они имеют буро-фиолетовую окраску, 8—10 мм дл., у основания 6—8 мм в диам. К осени они имеют серую окраску, 1.3—1.6 см дл. и в таком состоянии зимуют. Следующей весной (вторая половина мая) шишки второго года («озимь») начинают расти одновременно с ростом вегетативных побегов. Они быстро увеличиваются в размере, приобретая фиолетовую окраску. Наиболее интенсивный рост шишек наблюдается в первой декаде июня. Продолжительность роста — 35—40 дней.

Во второй половине июня следующего года, что совпадает с новым «цветением», шишки достигают нормальной величины. Кроющие чешуи в это время плотно закрыты, они покрыты смолой.

Созревание шишек определяется по началу естественного их опадения. Фенологическими наблюдениями установлено, что под Ленинградом шишки и семена начинают созревать в конце августа—начале сентября следующего после опыления года. Весь период развития шишек от «цветения» до созревания семян занимает 14—15 месяцев, а не 18, как отмечали Н. А. Рыбицкий и И. С. Гаврилов (1969). Для полного цикла развития (от «цветения» до созревания) необходима сумма эффективных температур 1834—2235 °С.

Произрастание большинства исследуемых семеносящих деревьев *P. sibirica* на открытых местах, обеспечивающее им хорошие условия освещения, способствовало образованию густой кроны, что в свою очередь оказало влияние на их семеношение и урожайность. Высокие урожаи шишек под Ленинградом отмечаются не ежегодно. Однако не у всех деревьев наблюдалась та периодичность в семеношении, которая имеет место в естественных местообитаниях вида. Отдельные деревья *P. sibirica* под Ленинградом семеносят почти ежегодно (табл. 3). На таких деревьях шишки формируются не только в верхней и средней частях кроны, но и на нижних ветвях. Нередко развивается по 2—3 и даже 4 шишки в одной мутовке. К примерам хорошего семеношения можно отнести деревья, растущие у д. 23 по пр. Красных Командиров г. Зеленогорска. Деревья с хорошим семеношением отобраны нами для маточников.

ТАБЛИЦА 3

Урожайность некоторых деревьев *Pinus sibirica*

№ дерева	Диаметр ствола, см	Высота дерева, м	Число шишек на деревьях по годам, шт.									
			1969	1970	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981
1	62	18	468	32	18	83	164	4	25	58	486	104
2	44	15	86	34	92	28	76	—	93	26	38	106
3	58	16	634	28	31	—	143	86	24	76	118	34
4	54	16	528	26	58	11	218	—	82	17	384	53
5	46	15	431	—	56	75	16	17	84	112	—	8
6	44	15	93	6	28	46	—	24	98	—	—	—

Примечание. Тире обозначает отсутствие семеношения в год обследования; определяли урожайность деревьев, растущих в г. Зеленогорске у д. 23 на пр. Красных Командиров.

Как показали опыты, подкормка органическими и минеральными удобрениями стимулирует закладку репродуктивных почек у сибирского кедра и усиливает его семеношение (Игнатенко, 1968).

Руководствуясь рекомендациями Л. Ф. Правдина (1963) относительно деления шишек по размерам на крупные, средние и мелкие, необходимо отметить, что в Ленинградской обл. большинство шишек имеет мелкие размеры (от 4 до 6 см дл.). Средние по размеру шишки (от 6 до 7 см) встречаются очень редко, а крупные нам не приходилось наблюдать. По форме шишки чаще шаровидные и конусовидные, реже — цилиндрические.

Несмотря на сравнительно небольшие размеры шишек, семена в них нередко довольно крупные. Такое явление отмечает и Л. Б. Ланина (1963). В наших исследованиях вес тысячи семян достигал 208—250 г (в среднем 243 г). Всхожесть семян — 44—72%. Отношение веса сухих семян к весу шишек составило 1 : 1.7, выход семян от веса шишки — 55.84, выход ядра от веса семени — 43.04, содержание жира в ядре — 61.16%.

Хороший рост и развитие *P. sibirica* под Ленинградом, обильное семеношение, сравнительно высокая урожайность, успешное созревание и высокое качество семян, — все это подтверждает успешную адаптацию вида в данном регионе и открывает перспективу разведения его в Ленинграде и области в более широком масштабе.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин А. И. Дендрология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. 248 с. — *Гейрот А. Ф.* Описание Петергофа. СПб., 1868. 138 с. — *Гроздов Б. В.* Дендрология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. 355 с. — *Елагина В. А.* Вторичный рост стебля у сибирских хвойных пород. Лесн. журн., 1968, т. 3, с. 25—27. — *Игнатенко М. М.* «Цветение» *Pinus sibirica* Maur в раннем возрасте. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 2, с. 277—278. — *Игнатенко М. М.* Раннее цветение кедра сибирского. — Лесн. хоз., 1967, т. 2, с. 83. — *Игнатенко М. М.* Опыт разведения кедра сибирского. М.: ОНТИлесхоз, 1968. 22 с. — *Игнатенко М. М.* Интродукция кедра сибирского под Ленинградом. — Лесн. хоз., 1981, т. 7, с. 64—67. — *Каппер О. Г.* Хвойные породы. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 304 с. — *Котелова Н. В.* Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качества семян и сеянцев сосны обыкновенной. НТИ — МЛТИ, 1956, т. 20, с. 3—71. — *Ланина Л. Б.* Сибирский кедр в Печоро-Илычском заповеднике. — В кн.: Тр. Печоро-Илычского гос. заповед., вып. 10. Сыктывкар, 1963, с. 89—119. — *Махров Г. А.* Кедровые орехи как пищевое сырье. — Пищевая промышленность, 1932, вып. 1—2, с. 61—66. — *Некрасова Т. П.* Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1961. 70 с. — *Николаева А. Н.* Особенности биологии цветения кедра сибирского в условиях Западного Саяна. — Изв. СО АН СССР, 1965, т. 8, сер. биол.-мед. наук. вып. 2, с. 76—80. — Об успехе посева шишек сибирского кедра в Лесном и Межевом институте и в Лисинском учебном лесничестве. — Лесн. журн., 1840, т. 11, с. 288. — *Петров М. Ф.* Кедровые леса и их использование. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 130 с. — *Петров М. Ф.* Зеленый исполин. Свердловск: Сред.-Уральск. кн. изд-во, 1966. 78 с. — *Правдин Л. Ф.* Селекция и семеноводство кедра сибирского. — В кн.: Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 5—21. — *Рыбицкий Н. А., Гаврилов И. С.* Дикорастущие плоды и ягоды. Л.: Лениздат, 1969. 246 с. — *Трофимова З. И.* О росте кедра сибирского в Свердловском ботаническом саду. — Тр. Инст. биол. (Уральский филиал АН СССР), 1955, вып. 6, с. 105—118. — *Шиманюк А. П.* Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М.: Просвещение, 1964. 480 с. — *Ширская М. Н.* Культура кедра сибирского в горных лесах Сибири. М.: Лесная промышленность, 1964. 100 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 III 1983.

УДК 633.529.57 : 582.475 Бот. журн., т. 69, № 2

В. Б. Скупченко, Н. В. Ладанова

РАЗВИТИЕ ХВОИ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

V. B. SKUPCHENKO, N. V. LADANOVA. THE DEVELOPMENT OF NEEDLES IN *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

Рассматривается развитие хвои *Picea obovata* от момента появления на конусе нарастания побега до завершения роста. Инициация листовых бугорков начинается в июле. До конца сезона вегетации появляются все примордии хвои зачатков побегов. В год заложения в зачатках хвои формируются инициали мезофилла, эпидермы, эндодермы, трансфузионной ткани и прокамбий, а также детерминируется форма поперечного сечения хвои. Конечная величина хвои и объем ее тканей определяются в основном развитием внутри почек весной на следующий год после заложения. Выделены следующие этапы в развитии листа: заложение листового бугорка, апикальный рост, маргинальный рост, интеркалярный рост, рост клеток растяжением, формирование зрелой хвои.

Picea obovata Ledeb. — наиболее широко распространенная лесообразующая темнохвойная порода таежной зоны и горно-таежного пояса. Ее ареал простирается от севера Скандинавии до побережья Охотского моря (Бобров, 1978). Развитие хвои ели сибирской изучено недостаточно подробно: сведения по онтогенезу необходимы для выявления факторов, обусловливающих продукционную деятельность данной древесной породы.

Заложение листовых примордиев на конусе нарастания почки изучали у *Picea abies* (=*P. excelsa*) (Camefort, 1956), *P. schrenkiana* и *P. obovata* (Скупченко, 1969, 1981б), *P. obovata* и *Pinus sylvestris* (Артемов, 1976), *Picea glauca* (Owens e. a., 1977), *P. smithiana* (Pillai, Chacko, 1978), *Pseudotsuga menziesii* (Owens, 1968). Анатомическое строение хвои анализировали с целью выявления диагностических признаков в систематике елей (Colleau, 1968). Рост пластинки листа и формирование его анатомической структуры изучали у других хвойных (Napp-Zinn, 1966). Мы провели исследование процессов формирования хвои ели сибирской от периода заложения на конусе нарастания побегов до полной дифференциации.

В качестве объекта исследования взято дерево в возрасте около 80 лет, произрастающее в сосново-еловом древостое в подзоне средней тайги Коми АССР. Образцы вегетативных почек и хвои брали регулярно с момента заложения листовых бугорков в июле 1980 г. до периода завершения роста хвои в июле 1981 г. Поперечные и продольные срезы хвои и почек получены на вибрационном микротоме для мягкой ткани (Скупченко, 1979) и окрашены метиловым зеленым пиронином (Пирс, 1962). Препараты изучали с помощью микроскопа «Ампливал» с поляризационным устройством. Кроме того, в некоторые сроки проведено электронно-микроскопическое изучение клеток меристематического апекса и листовых зачатков с использованием в качестве фиксаторов глутарового альдегида и осмиевой кислоты и заключением объектов в эпон-812.

Изучение структуры периферической меристемы в основании вегетативного апекса в период формирования листовых бугорков (июль—август) показало, что в ней существуют группы клеток с высоким содержанием нуклеопротеидов. Эти группы клеток участвуют в формировании зачатков хвои. Морфометрический анализ ультраструктуры клеток периферической меристемы в основании апекса также показал их значительную гетерогенность по объемному содержанию пластид, митохондрий, вакуолей и сферосом (Скупченко, 1981а). В период появления листового бугорка (июль) клетки наружного слоя периферической меристемы начинают делиться периклинально, а несколько позже — в основании бугорка — в антиклинальном направлении (рис. 1, *1*, *2* — см. вклейку). Первоначально примордий хвои приобретает полусферическую форму, в нем накапливается РНК, ширина основания составляет 8 клеток. В его осевой части формируется прокамбий. Затем происходит расширение основания зачатка за счет разрастания его дорсальной стороны. Апикальные инициали листового бугорка при этом смещаются к его вентральной стороне. Ширина основания зачатка хвои увеличивается до 10—12 клеток.

В дальнейшем рост в длину зачатка осуществляется без значительного изменения числа клеточных слоев. В результате этого формируется примордий цилиндрической формы. По достижении длины 150—180 мкм в цилиндрическом зачатке листа, выше основания активизируется деление продольными перегородками, что можно считать началом деятельности боковой маргинальной меристемы (рис. 1, *3*). Субэпидермальные 2—3 слоя в средней части примордия листа располагаются параллельно оси, а к его вершине и основанию сходят на нет, теряя свое продолжение (рис. 1, *4*). Это свидетельствует о том, что деятельность маргинальной меристемы наиболее активна в средней части зачатков, где они становятся заметно шире по сравнению с основанием. Наряду с этим продолжается формирование прокамбия, число клеточных слоев в котором возрастает до 7—8.

Функционирование маргинальной меристемы первоначально происходит относительно равномерно по периметру в средней части листовых зачатков. В зоне примыкания соседних примордиев хвои их боковая поверхность уплощается, что приводит к формированию граней. Поскольку зачатки хвои закладываются на апексе в правильном геометрическом порядке, число их граней определяется взаимным расположением примордиев (рис. 1, *5*). Рост маргинальной меристемы после примыкания развивающейся хвои продолжается в направлении свободных промежутков, что приводит к формированию ребер игловидного листа.

В год заложения зачатков хвои гистогенные процессы продолжаются с начала июля до конца сентября — времени окончания вегетационного периода. В общей сложности формируются до 26 слоев клеток (рис. 1, *6*). В покоящейся почке примордии хвои содержат прокамбий шириной 7—8 клеток. Его окружают 2—3 слоя инициалей трансфузионной ткани и инициалей эндодермы, вокруг располагаются 5—6 слоев инициалей мезофилла, окруженные одним слоем инициалей эпидермы.

Поскольку процесс заложения листовых примордиев значительно растянут во времени, у тех из них, которые появились самыми последними, наблюдается неполное развитие главным образом за счет ограничения деятельности маргинальной меристемы.

До периода зимнего покоя закладывается полный набор хвои, который будут иметь молодые побеги в следующем году. Переход к состоянию покоя сопровождается некоторыми структурными перестройками в клетках инициалей мезофилла: уплотняется хроматин ядра, снижается плотность нуклеоплазмы, уменьшается вакуолизация, пластиды и митохондрии концентрируются вокруг ядра. В течение зимнего покоя гистологические изменения в зачатках хвои не происходят.

Весной, в конце апреля, при накоплении небольшой суммы положительных среднесуточных температур воздуха (до 6—8°) в зачатках хвои начинаются значительные изменения, затрагивающие все структуры клеток. Разрыхляется хроматин ядра, увеличиваются ядрышки, органеллы распределяются относительно равномерно по всему объему цитоплазмы, в которой возрастает концентрация рибосом, наблюдается деление пластид. Происходит небольшое увеличение размеров клеток инициалей мезофилла, которые в верхней части зачатка хвои начинают активное деление перегородками, поперечными оси зачатка. В прокамбиальном пучке на дорсальной стороне дифференцируются первые слои протофлоэмы.

В дальнейшем (к 6 мая) митотическая активность клеток распространяется к основанию зачатков хвои. Под эпидермой формируются инициали гиподермы. В верхней части зачатков происходит рост инициалей мезофилла, которые имеют здесь заметно больший продольный диаметр, чем в основании (см. таблицу). Наряду с ростом объема клеток мезофилла наблюдается накопление в них крахмала.

После накопления суммы положительных среднесуточных температур воздуха 95.5° (21 мая) зачатки хвои удлиняются почти вдвое, достигая 730 мкм (рис. 2, *1* —см. вклейку). В них остается прежним (5—6) число слоев клеток инициалей мезофилла в поперечном направлении. Клетки этой ткани продолжают деление перегородками, перпендикулярными оси хвои. Рост по объему инициалей мезофилла достигает основания хвои. Поперечный диаметр клеток мезофилла в большей мере возрастает в верхней части листового зачатка, чем в его

Размеры клеток мезофилла в период роста хвои

Дата фиксации образцов	Диаметр клеток мезофилла в направлении вдоль оси хвои, мкм			Диаметр клеток мезофилла в направлении поперек оси хвои, мкм		
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть
16 II 1981	—	20.05±0.85	—	—	7.90±0.20	—
25 IV 1981	—	20.09±1.90	—	—	9.03±0.63	—
6 V 1981	30.59±1.37	—	19.72±0.79	12.61±0.63	—	11.77±0.47
21 V 1981	32.00±0.95	—	29.00±1.05	16.67±0.55	—	13.18±0.63
31 V 1981	26.33±1.43	34.45±1.43	24.53±0.80	17.11±0.89	19.58±0.19	17.19±0.83
10 VI 1981	25.23±0.42	25.31±0.90	22.40±0.40	30.88±1.08	24.67±1.50	25.72±1.30
14 VI 1981	36.60±0.57	36.50±0.91	36.90±0.84	52.90±3.45	49.89±1.50	48.17±0.99
18 VI 1981	38.45±1.70	36.83±2.04	38.79±1.76	57.14±2.10	48.51±3.50	53.74±2.77

основании (см. таблицу). Таким образом, в начале весеннего развития в первую очередь разрастается верхняя часть зачатка хвои за счет более ранней активизации митозов в клетках основной паренхимы — мезофилле, а также быстрого увеличения объема этих клеток. Клетки гиподермы прекращают делиться и удлиняются в результате продолжающегося осевого роста примордия хвои. К рассматриваемому периоду обнаруживаются первые признаки структурной специализации клеток эндодермы, которые отличаются от мезофилла более низким содержанием РНК и несколько меньшими размерами в радиальном направлении. Начинается формирование трансфузионной ткани. На вентральной стороне прокамбиальных пучков наблюдается дифференциация первых слоев протоксилемы в виде спиральных трахеид. При этом между элементами флоэмы и ксилемы располагаются 5—6 слоев недифференцированных клеток прокамбия (рис. 2, *2*).

В продолжение дальнейшего весеннего внутрипочечного роста (к 31 мая) дифференцировка новых гистологических элементов обнаруживается в периферической области зачатков хвои (рис. 2, *3*). В частности, в эпидерме, сохраняющей высокую митотическую активность, закладываются комплексы инициальных клеток устьиц. На периферии мезофилла наблюдается образование смоляных ходов. В самом основании на дорсальной стороне зачатков хвои начинают формироваться 1—2-клеточные волоски. Эта часть зачатков принадлежит к производным стеблевых элементов, из нее в последующем развиваются листовые подушечки.

В период распускания почек (к 14 июня) в основании хвои дифференцируется отделительная ткань, состоящая из 4—5 поперечных рядов мелких клеток. В этот же период заканчивается формирование устьиц (рис. 2, *4*). Процессы клеточного деления продолжаются в листовых зачатках до момента их высвобождения из-под покровов чешуй почек, после чего заметного изменения числа клеток, составляющих различные ткани, в растущих хвоинках не наблюдается.

В период внепочечного роста (до 18 июня) хвоя увеличивается по длине почти в 2 раза. Удлинение хвои не сопровождается увеличением продольного диаметра клеток мезофилла (см. таблицу), что приводит к формированию межклетников в ассимиляционной ткани. При этом большую роль в росте хвои в длину и в формировании межклетников играют клетки эндодермы, эпидермы и паренхимы трансфузионной ткани, прилегающей к эндодерме, наиболее активно растущие в этот период по объему (рис. 2, *5*, *6*).

Завершение процессов роста хвои сопровождается образованием слоя кутикулы, утолщением оболочек клеток эпидермы, гиподермы, лубяных волокон и ксилемы. Постепенно утолщаются оболочки клеток мезофилла.

Результаты проведенного исследования показывают, что по способу заложения листовых бугорков *Picea obovata* относится к *Pinus*-типу (по Napp-Zinn, 1966). Характер делений клеток периферической меристемы апекса при заложении листового бугорка у *Picea obovata* имеет общие черты с *P. abies* и *Pseudotsuga menziesii*. У *Picea abies* при заложении примордия листа происходят первоначально рост, а затем периклинальные деления нескольких клеток во втором слое, в это же время клетки первого слоя делятся антиклинально и периклинально (Camefort, 1956). У *Pseudotsuga menziesii* во время заложения листового бугорка деления клеток протодермы — наружного слоя — осуществляются антиклинально и периклинально, а в глубжележащих слоях — во всех направлениях (Owens, 1968).

Рост маргинальной меристемы зачатка хвои *Picea obovata* первоначально происходит равномерно в стороны от оси. Ограничение роста маргинальной меристемы наблюдалось в местах взаимного контакта смыкающихся зачатков, что приводит к образованию граней хвои еще в период ее внутрипочечного развития в год заложения.

Весной после зимнего покоя интеркалярный рост листовых зачатков осуществляется до периода распускания почек. Межклетники мезофилла листа *Pseudotsuga menziesii*, по данным J. Owens (1968), формируются растяжением клеток эпидермы и периферических слоев мезофилла. Формирование межклетников мезофилла *Picea obovata*, по нашим данным, происходит в период распускания почек на этапе роста растяжением клеток эпидермы, эндодермы и прилегающих слоев трансфузионной паренхимы.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. В развитии листа ели сибирской можно выделить следующие этапы: 1) заложение листового бугорка, 2) апикальный рост, 3) маргинальный рост, 4) интеркалярный рост, 5) рост клеток растяжением, 6) формирование зрелой хвои.

2. Первые три этапа проходят в год заложения листовых зачатков внутри почки в период с июля до конца сентября — времени перехода к зимнему покою. В этот период закладывается вся хвоя молодых побегов. На этапе маргинального роста формируются инициали мезофилла и трансфузионной ткани, детерминируется форма поперечного сечения хвои.

3. Весной в конце апреля начинается этап интеркалярного роста хвои, который продолжается до периода распускания почек. Межклетники мезофилла формируются главным образом на этапе роста клеток эпидермы, эндодермы и трансфузионной паренхимы растяжением. После завершения роста, на этапе формирования зрелой хвои, оболочки клеток гиподермы, лубяных волокон, трахеид ксилемы теряют эластичность и утолщаются.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. — Сер. препр. «Научные доклады» вып. 24. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1976. 57 с. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Пирс Э.* Гистохимия. М.: Изд-во Иностр. лит., 1962. 962 с. — *Скупченко В. Б.* Органогенез конусов нарастания вегетативных почек ели Шренка. — В кн.: Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата, 1969, с. 57—59. — *Скупченко В. Б.* Вибрационная микротомия мягких тканей. — Сер. препр. «Новые научные методики», вып. 2. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1979. 56 с. — *Скупченко В. Б.* Ультраструктура органогенной зоны вегетативного апекса ели сибирской. — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симп.: Тез. докл. Сыктывкар, 1981а, т. 1, с. 253. — *Скупченко В. Б.* Структура и органогенез вегетативных меристем ели. — В кн.: Экологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981б, с. 66—87. — *Camefort H.* Étude de la structure du point végétatif et des variation phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. — Théses presentées a la faculté des sciences de l'Université de Paris/Masson et C^{ie}, Editeurs, Paris, 1956. 185 p. — *Colleau Cl.* Anatomie comparée des feuilles de *Picea*. — Cellule, 1968, t. 67, N 2, p. 186—255. — *Napp-Zinn K.* Anatomie des Blattes. Blattanatomie der Gymnospermen, vol. 1. Berlin, 1966, 371 S. — *Owens I. N.* Initiation and development of leaves in Douglas fir. — Canad. J. Bot., 1968, vol. 46, N 3, p. 271—278. — *Owens J. N.*, *Molder M.*, *Langer H.* Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. — Canad. J. Bot., 1977, vol. 55, N 21, p. 2728—2745. — *Pillai S. K.*, *Chacko B.* Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall.) Boiss. An anatomical and histochemical study. — Flora, 1978, Bd 167, Hf. 6, S. 515—524.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 7 XII 1982.

УДК 581.9 (471.11) Бот. журн., т. 69, № 2

В. Г. Сергиенко

К ФЛОРЕ ОСТРОВА МОРЖОВЕЦ (БЕЛОЕ МОРЕ)

V. G. SERGIENKO. A CONTRIBUTION TO THE FLORA OF THE MORZHOVETZ ISLAND (WHITE SEA)

В результате проведенных в 1982 г. исследований на о. Моржовец Мезенского р-на Архангельской обл. выявлено 179 видов сосудистых растений. Бóльшая часть видов имеет южные и восточные связи и является общей с видами побережья Белого моря. Некоторые виды являются заносными.

В настоящем сообщении приводится список сосудистых растений о. Моржовец, расположенного в горловине Белого моря в 15 км севернее полярного круга. Список составлен по собственным сборам автора, хранящимся на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова (ЛГУ) и немногочисленным сборам сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Е. Г. Победимовой и Е. В. Мордак, посетивших в 1958 г. ряд пунктов на побережье Белого моря, в том числе и о. Моржовец. Их коллекции были первым вкладом в изучение флоры этого острова. Другие острова и участки побережья Белого моря изучены в этом плане достаточно хорошо (Победимова и др., 1959; Победимова, 1960; Богданова, Вехов, 1969, 1971; Бреслина, 1981; Марков и др., 1982).

О. Моржовец имеет форму эллипса с площадью, приблизительно равной 86 км^2. Основное плато острова поднято над уровнем моря на 15 м и занято безлесными бугристыми и осоково-пушицевыми тундроподобными болотами на плакорах и зарослями ив по долинам небольших речек; по берегу моря распространены приморские луга и песчаные дюны. По данным метеорологической станции, минимальная температура самого холодного месяца — февраля — равна —10.3, а наиболее теплыми являются июль и август со среднемесячной температурой 9.3 °C.

Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

1. *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.
2. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs
3. *D. filis-mas* (L.) Schott
4. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.
5. *Botrychium lunaria* (L.) Sw.
6. *Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.
7. *E. fluviatile* L.
8. *E. palustre* L.
9. *E. sylvaticum* L.
10. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub
11. *D. complanatum* (L.) Holub
12. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.
13. *Lycopodium dubium* Zoega
14. *Juniperus sibirica* Burgsd.
15. *Sparganium hyperboreum* Laest.
16. *S. minimum* Wallr.
17. *Triglochin maritimum* L.
18. *T. palustre* L.
19. *Alopecurus geniculatus* L.
20. *A. pratensis* L.
21. *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve
22. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.
23. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth
24. *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm.
25. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.
26. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.
27. *Festuca arenaria* Osbeck
28. *F. ovina* L.
39. *F. rubra* L.
30. *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur
31. *Leymus arenarius* (L.) Hochst.
32. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm.
33. *P. alpina* L.
34. *P. annua* L.
35. *P. pratensis* L.
36. *Phleum alpinum* L.
37. *Puccinellia pulvinata* (Fries) V. Krecz.
38. *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.
39. *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr.
40. *Carex brunnescens* (Pers.) Poir.
41. *C. cinerea* Poll.
42. *C. limosa* L.
43. *C. vesicaria* L.
44. *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith
45. *C. rotundata* Wahlenb.

46. *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.
47. *Eriophorum polystachion* L.
48. *E. russeolum* Fries
49. *E. scheuchzeri* Hoppe
50. *Juncus filiformis* L.
51. *J. arcticus* Willd.
52. *J. ranarius* Song. et Perrier ex Billot
53. *J. trifidus* L.
54. *Luzula frigida* (Buchenau) Sam.
55. *L. sudetica* (Willd.) Schult.
56. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv.
57. *L. wahlenbergii* Rupr.
58. *Allium schoenoprasum* L.
59. *Veratrum lobelianum* Bernh.
60. *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.
61. *Salix lapponum* L.
62. *S. lanata* L.
63. *S. phylicifolia* L.
64. *S. reticulata* L.
65. *Betula nana* L.
66. *Polygonum aviculare* L.
67. *P. norvegicum* (Sam.) Lid
68. *P. viviparum* L.
69. *Rumex acetosella* L.
70. *R. lapponicus* (Hiit.) Czernov
71. *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb.
72. *R. thyrsiflorus* Fingerh.
73. *Montia fontana* L.
74. *Cerastium alpinum* L.
75. *C. holosteoides* Fries
76. *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.
77. *Dianthus superbus* L.
78. *Honckenya diffusa* (Hornem.) A. et D. Löve
79. *Oberna behen* (L.) Ikonn. (=*Silene cucubalus* Wib.)
80. *Sagina saginoides* (L.) Karst.
81. *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong.
82. *S. graminea* L.
83. *S. humifusa* L.
84. *S. nemorum* L.
85. *S. media* (L.) Vill.
86. *S. palustris* Retz.
87. *Caltha palustris* L.
88. *Ranunculus acris* L.
89. *R. pallasii* Schlecht.
90. *R. repens* L.
91. *Trollius europaeus* L.
92. *Drosera rotundifolia* L.
93. *Parnassia palustris* L.
94. *Alchemilla murbeckiana* Bus.
95. *Comarum palustre* L.
96. *Potentilla egedii* Wormsk.
97. *Rubus arcticus* L.
98. *R. chamaemorus* L.
99. *Sanguisorba officinalis* L.
100. *Sibbaldia procumbens* L.
101. *Sorbus aucuparia* L.
102. *Anthyllis arenaria* (Rupr.) Juz.
103. *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed.
104. *L. pratensis* L.
105. *Trifolium pratense* L.
106. *T. repens* L.
107. *Vicia cracca* L.
108. *V. sepium* L.
109. *Geranium pratense* L.
110. *G. sylvaticum* L.
111. *Empetrum nigrum* L.
112. *Viola biflora* L.
113. *V. palustris* L.
114. *Chamerion angustifolium* (L.) Holub
115. *Hippuris tetraphylla* L.
116. *H. vulgaris* L.
117. *Orthilia secunda* (L.) House
118. *Pyrola grandiflora* Radius
119. *P. minor* L.
120. *P. rotundifolia* L.
121. *Heracleum sibiricum* L.
122. *Ligusticum scothicum* L.
123. *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.
124. *Andromeda polifolia* L.
125. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu
126. *Calluna vulgaris* (L.) Hull
127. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench
128. *Ledum palustre* L.
129. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.
130. *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab.
131. *Oxycoccus palustris* Pers.
132. *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch.
133. *V. myrtillus* L.
134. *V. uliginosum* L.
135. *Trientalis europaea* L. var. *hyperborea* V. Serg.
136. *Gentianella amarella* (L.) Boern.
137. *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries ex Fern.
138. *Prunella vulgaris* L.
139. *Bartsia alpina* L.
140. *Euphrasia frigida* Pugsl.
141. *E. fennica* Kihlm.
142. *Linaria vulgaris* Mill.
143. *Melampyrum pratense* L.
144. *Pedicularis lapponica* L.
145. *P. sceptrum-carolinum* L.
146. *P. sudetica* Willd.
147. *P. verticillata* L.
148. *Rhinanthus groenlandicus* (Ostenf.) Chabert
149. *Veronica alpina* L.
150. *V. chamaedrys* L.
151. *V. longifolia* L.

152. *Veronica serpyllifolia* L.
153. *Pinguicula vulgaris* L.
154. *Plantago maritima* L.
155. *P. major* L.
156. *P. media* L.
157. *Galium boreale* L.
158. *G. mollugo* L.
159. *G. palustre* L.
160. *G. uliginosum* L.
161. *Campanula glomerata* L.
162. *C. groenlandica* Berlin
163. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.
164. *Achillea millefolium* L.
165. *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill
166. *Erigeron acris* L.
167. *Leucanthemum vulgare* Lam.
168. *Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Czer. (=*Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed.)
169. *Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz (=*Gnaphalium norvegicum* Gunn.)
170. *O. sylvatica* (L.) Sch. Bip. et F. Schultz (=*Gnaphalium sylvaticum* L.)
171. *Senecio congestus* (R. Br.) DC.
172. *Solidago lapponica* With.
173. *Tanacetum vulgare* L.
174. *Taraxacum lapponicum* Kihlm. ex Hand.-Mazz.
175. *T. officinale* Wigg.
176. *Tripolium vulgare* Nees
177. *Tussilago farfara* L.
178. *Hieracium alpinum* L.
179. *H. umbellatum* L.

179 видов сосудистых растений, приведенных в списке, относятся к 108 родам из 39 семейств. Флора острова для нас интересна, так как она соответствует представлению о конкретной флоре с естественно ограниченной территорией (Толмачев, 1931, 1932, 1959). Относительно небольшая удаленность от материка (Кольского п-ова с запада, п-ова Канин с востока и Зимнего берега с юга) позволяет сравнить флору исследованного острова с конкретными флорами, изученными на этих территориях. На п-ове Канин наиболее хорошо изученными являются флоры окрестностей поселков Несь и Шойна (Сергиенко, 1973, 1979), на Терском берегу Кольского п-ова — флора пос. Поноя по данным «Флоры Мурманской области» (1953—1966) и М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982), а на Зимнем берегу Белого моря — конкретные флоры окрестностей поселков Койда и Ручьи по данным наших исследований и работ сотрудников и студентов кафедры ботаники ЛГУ П. М. Добрякова, Г. Г. Постоваловой, Л. А. Арсеньевой, Т. Г. Улле (Добряков, 1972).

Флористическое богатство конкретных флор побережья Белого моря

Географический пункт	Число		
	видов	родов	семейств
О. Моржовец	179	108	39
Шойна	226	136	55
Несь	299	157	58
Поной	267	147	48
Койда	271	153	53
Ручьи	297	180	60

Кроме того, при сопоставлении флористических списков сравниваемых конкретных флор мы использовали картографический материал «Арктической флоры СССР» (1960—1980) и «Флоры Северо-Востока европейской части СССР» (1974—1977). В таблице приведены показатели флористического богатства сравниваемых конкретных флор.

Флора о. Моржовец в видовом отношении в 1.5 раза беднее рассматриваемых конкретных флор побережья Белого моря (кроме флоры пос. Шойны, в которой насчитывается 226 видов). Число родов во флоре о. Моржовец также значительно меньше, чем в других конкретных флорах.

Бо́льшая часть видов флоры острова (64%) — это широко распространенные на европейском Севере виды, встречающиеся очень часто не только на острове, но и на материковых территориях, расположенных южнее: *Gymnocarpium dryopteris*, *Carex vesicaria*, *Stellaria nemorum*, *Drosera rotundifolia*, *Lathyrus pratensis* и др. Как правило, это бореальные виды, тяготеющие к лесным формациям, а на острове — к ивняковым зарослям и болотам. Сравнительно небольшое участие во флоре острова видов арктического комплекса (арктических и аркто-альпийских, 22%) связано с удалением острова от арктических районов. Среди них *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Luzula wahlenbergii*, *Salix reticulata*, *Ranunculus pallasii*, *Sibbaldia procumbens*, *Senecio congestus* и др. 26 видов (14%) являются гипоарктическими: *Juniperus sibirica*, *Eriophorum russeolum*, *Luzula frigida*, *Rumex lapponicus*, *Potentilla egedii*, *Rubus chamaemorus*, *Pinguicula vulgaris* и др. Небольшое число видов является западными для флоры острова, так как они проникли сюда с территории Кольского п-ова: *Luzula sudetica*, *Polygonum norvegicum*, *Euphrasia fennica*, *Rhinanthus groenlandicus*. Эти виды не встречаются на территориях, расположенных к востоку по отношению к местоположению острова (Сергиенко, 1982). Восточных видов во флоре острова не выявлено, 9 видов являются заносными, это: *Coronaria flos-cuculi*, *Geranium pratense*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, *Campanula glomerata*, *Linaria vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*.

Нахождение во флоре острова большого числа видов, общих с конкретными флорами, расположенными южнее, указывает на определенное родство этих флор, а также на генетическую связь острова с материком. Обедненность флоры острова объясняется отчасти сравнительно однообразными микроклиматическими условиями местообитаний, а также островным положением, что сказывается на однообразии растительного покрова. Остров более подвержен северному ветру, и поэтому климат на нем относительно суровее по сравнению с климатом на материке. Возможно, что это также является причиной безлесия острова.

Флора острова вследствие естественной ограниченности территории может являться, если придерживаться суждений А. И. Толмачева (1931, 1932, 1959), примером островной конкретной флоры. Отсутствие контакта с материком служит препятствием к проникновению на остров ряда видов, которые могли бы произрастать на нем и которые встречаются на материке в районе мыса Воронов или на юге п-ова Канин.

Территория о. Моржовец сложена четвертичными отложениями, а его флора, как и флоры других островов и побережий Севера европейской части СССР, сформировалась в позднеледниковое время в процессе отступления и таяния последнего ледника (Толмачев, 1930; Кожевников, 1981; Миняев, Медведева, 1981; Наумов, Оленев, 1981). Некоторые виды (в основном приморские), распространенные на побережье Белого моря, встречаются и на острове. Можно предположить, что территория острова в недалеком прошлом соединялась с материком. Берег острова постепенно размывается морскими течениями, их направления — через горловину Белого моря из Баренцева в Белое море и обратно. Позднечетвертичные поднятия суши и колебания уровня моря (трансгрессии и регрессии) в районе Белого моря могли привести к тому, что участок суши, соединявший территорию острова с мысом Воронов, был размыт приливно-отливными водами, а береговая линия приняла современные очертания.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Тт. 1—8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1960—1980. — *Богданова Н. Е.*, *Вехов В. Н.* Флора сосудистых растений острова Великого. — Тр. Кандалакш. гос. заповед., Апатиты, 1969, т. 7, с. 126—177. — *Богданова Н. Е.*, *Вехов В. Н.* Флора Беломорской биологической станции Московского государственного университета. — Тр. Бот. сада МГУ, 1971, т. 7, с. 5—34. — *Бреслина И. П.* Материалы к экологии приморских видов высших растений Кандалакшского залива Белого моря. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 6, с. 843—850. — *Добряков П. М.* Флористические исследования на северо-востоке европейской части СССР. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1972, № 9, с. 47—56. — *Кожевников Ю. П.* Основные этапы становления современной флоры Беломорско-Кулойского плато. — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симп.: Тез. докл., Сыктывкар, 1981, т. 1, с. 26. — *Марков М. В.*, *Ботова И. В.*, *Плещинская Е. Н.* Структура популяций подорожника приморского на литорали Белого моря. — Экология, 1982, т. 2, с. 83—85. — *Миняев Н. А.*, *Медведева Н. А.* К вопросу о балтийско-беломорских флористических связях (на примере растений песчаных морских берегов). — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симп.: Тез. докл., Сыктывкар, 1981, т. 1, с. 33. — *Наумов А. Д.*, *Оленев А. В.* Зоологические экскурсии на Белом море. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 176 с. — *Победимова Е. Г.* К изучению флоры побережий беломорских островов. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 2, с. 206—220. — *Победимова Е. Г.*, *Станищева О. Н.*, *Дроздова И. Н.* О растениях, собранных в 1956 г. на побережье Баренцева и Белого морей. — Бот. мат. (Ленинград), 1959, т. 19, с. 572—594.— *Раменская М. Л.*, *Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 432 с. — *Сергиенко В. Г.* К познанию флоры южной части Канина полуострова. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1973, № 21, с. 54—59. — *Сергиенко В. Г.* Материалы к анализу конкретных флор полуострова Канин. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1979, № 21, с. 37—45. — *Сергиенко В. Г.* К изучению восточных и западных кодифференциальных видов флоры Севера европейской части СССР. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1982,

№ 21, с. 29—38. — *Толмачев А. И.* О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли. — Тр. Бот. музея АН СССР (Ленинград), 1930, т. 22, с. 181—206. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. — Журн. Русск. бот. общ., 1931, т. 16, № 1, с. 111—124. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра, т. 1. — Тр. Полярн. комис. АН СССР, 1932, № 8, с. 126. — *Толмачев А. И.* К флоре острова Беннета. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 4, с. 543—545. — *Флора* Мурманской области. Тт. 1—5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1953—1966. — *Флора* Северо-Востока европейской части СССР. Тт. 1—4. Л.: Наука, 1974—1977. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ленинградский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 27 XII 1982.

УДК 581.9 (571.511)

Бот. журн., т. 69, № 2

М. В. Соколова

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО СРАВНЕНИЯ ВОСЬМИ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ТАЙМЫРА

M. V. SOKOLOVA. AN ATTEMPT OF QUANTITATIVE COMPARISON OF EIGHT LOCAL FLORAS OF TAIMYR

Приведены результаты количественного сравнения восьми конкретных флор п-ова Таймыр из четырех ботанико-географических подзон по видовому составу. По богатству видами флоры составляют нисходящий ряд (от флоры окрестностей урочища Ары-Мас до высокоарктической флоры мыса Челюскина), соответствующий их зональному положению и в общем совпадающий с уменьшением теплообеспеченности лета. При попарном сравнении (мера сходства Съёренсена—Чекановского) все флоры распадаются на две группы при уровне сходства 64.6%: в первую входят флоры подзоны арктических и высокоарктических тундр, во вторую — флоры обеих подзон гипоарктических тундр. По степени производности видового состава, отражаемой мерой сходства Симпсона, флоры подзоны северных гипоарктических тундр, напротив, теснее примыкают к арктической и высокоарктической группам флор (имеющих мало специфических видов), нежели к южным гипоарктическим флорам, в которых немало дифференциальных видов (гипоарктических и бореальных).

В опубликованной ранее работе (Соколова, 1982) была охарактеризована флора и растительность двух небольших участков на западе центральной части гор Бырранга: окрестностей озера Ая-Турку (А) и устья р. Шайтан (Ш) — правого притока р. Верхней Таймыры. Размер обоих участков соответствует представлению о площади выявления конкретной флоры (Толмачев, 1931) или о «пробе флоры» (Юрцев, 1975). Чтобы уяснить место этих двух флор среди прочих на Таймырском п-ове, мы провели сравнительный анализ восьми флор Таймыра (в том числе и вышеупомянутых) по видовому составу и таксономической структуре.

В сравнительный анализ включены следующие конкретные флоры: окрестностей мыса Челюскина (Ч) (Сафронова, 1979); побережье бухты М. Прончищевой (П) (Матвеева, 1979); окрестностей пос. Диксон (Д)[1] с включением и о. Диксон (Толмачев, Пятков, 1930; Ребристая, Полозова, 1975); окрестностей пос. Тарея (Т) (Полозова, Тихомиров, 1971); лесного острова Ары-Мас (М) (Варгина, 1978); окрестностей пос. Кресты (К).

Расположение флор показано на рис. 1, где они обозначены теми же буквенными индексами, что и ниже в тексте. Для обеспечения сравнимости флор, изучавшихся другими авторами, в списки их внесены необходимые коррективы, уточнена номенклатура таксонов по I—VIII выпускам «Арктической флоры СССР» и другим источникам. При сравнении на видовом уровне исключали таксоны, не определенные до вида. В случае, если вид представлен во флоре двумя или несколькими подвидами, учитывали общее число видов и подвидов.

Флоры охватывают все зональные и подзональные подразделения Таймыра (рис. 1); эти подразделения различаются рангом и названиями в трактовке разных авторов. Впрочем отнесение каждой изучаемой флоры к той или иной

---

[1] По Диксону и Крестам — неопубликованные данные Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха.

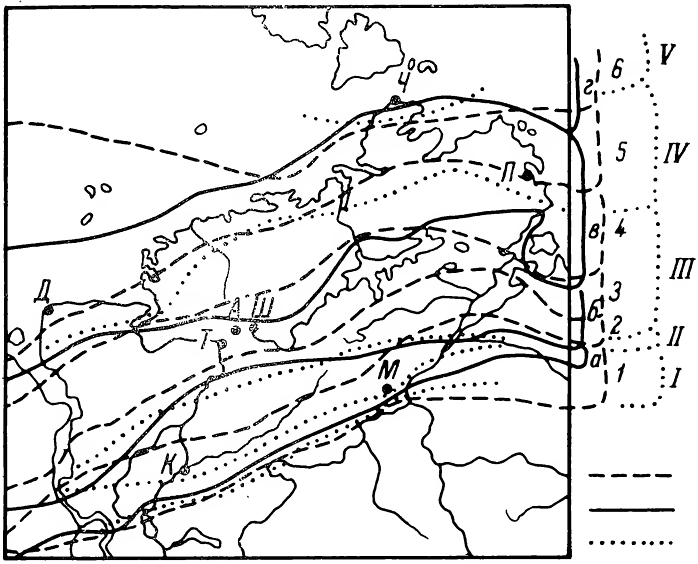


Рис. 1. Расположение сравниваемых флор и границы зональных и подзональных подразделений Таймырской тундры.

Штриховая линия — данные из работы Александровой (1977): *1* — полоса южных субарктических тундр, *2* — средних субарктических тундр, *3* — северных субарктических тундр, *4* — южных арктических тундр, *5* — северных арктических тундр, *6* — полярных пустынь; *сплошная* — из работы Юрцева и др. (1978): *а* — подзона южных гипоарктических тундр, *б* — северных гипоарктических тундр, *в* — арктических тундр, *г* — высокоарктических тундр; *пунктирная* — из работы Чернова и Матвеевой (1979): *I* — зона лесотундры; *II—IV* — зона тундры (*II* — подзона южных тундр, *III* — типичных тундр, *IV* — арктических тундр), *V* — зона полярных пустынь.

конкретной подзоне (полосе) у большинства авторов совпадает. В дальнейшем изложении мы будем следовать зональной схеме Юрцева с соавторами (1978), согласно которой флора Ч расположена в подзоне высокоарктических тундр, флоры П и Д — в подзоне арктических тундр, флоры А, Ш, Т — в подзоне северных гипоарктических тундр, флоры К и М — в подзоне южных гипоарктических тундр.

По своему рельефу территории сравниваемых флор могут быть охарактеризованы следующим образом: Ч, П, Д — приморские равнины с участками выходов коренных пород (карбонатные — только у мыса Челюскина); А — низкогорная территория с озером тектонического происхождения в центре (карбонатные породы занимают значительную площадь); Ш — горная гряда с примыкающей долиной крупной реки; Т — равнина с долиной крупной реки и участком выходов известковистых горных пород; К — равнина с долиной крупной реки, пограничная с лесотундрой (выходы коренных пород очень незначительны, кислого состава); М — равнина с долиной крупной реки, самый северный «остров» лиственничных редколесий. По всей территории полуострова широко распространены морские и ледниковые отложения эпох четвертичных морских трансгрессий и оледенений. Наличие многих выходов коренных карбонатных и основных магматических (траппы, базальты) пород как на изученных участках, так и на главных источниках сноса рыхлого материала (горы Бырранга, плато Путорана) обусловливают высокий уровень содержания оснований (в первую очередь кальция) в четвертичных отложениях полуострова в целом (Васильевская, 1980). Отдельные территории (А, Ш, Т) отличаются повышенной карбонатностью. На полуострове преобладают почвы тундровые слабокислые, сильно оглеенные и дерновые.

Климат Таймыра резко континентальный, с большой годовой амплитудой температуры воздуха, устойчивыми низкими температурами зимой, малым количеством осадков, преобладанием ясных дней в году («Таймыро-Североземельская область», 1970).

Для пунктов А и Ш данные о климате отсутствуют. Ближайшая к Т метеостанция находится в пос. Усть-Тарея (в 30 км), к М — лишь в пос. Хатанга (в северной части полосы редколесий). Растительность тундровой части полу-

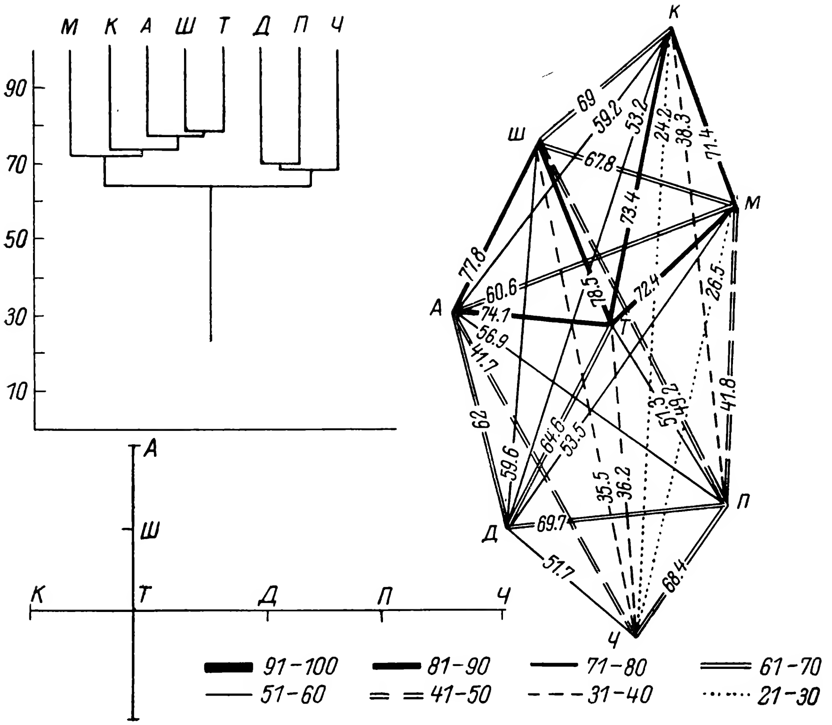


Рис. 2. Сравнение 8 конкретных флор Таймыра по относительной мере сходства видового состава (K_0 Съёренсена—Чекановского).

1 — дендрограмма максимального сходства, *2* — оптимальный дендрит, *3* — граф максимального сходства

острова в целом охарактеризована в работе В. Д. Александровой (1977), а для отдельных пунктов — в цитированных выше работах.

По видовому богатству 8 сравниваемых конкретных флор Таймыра образуют следующий нисходящий ряд: М — 258 видов и подвидов, Т — 239, К — 238, Ш — 217, А — 171, Д — 142, П — 96, Ч — 59. Расположение флор по убыванию числа видов соответствует их зональному положению и теплообеспеченности лета (средней температуре самого теплого месяца). Единственное исключение из этого правила — чуть большее богатство флоры Т по сравнению с флорой К — объясняется максимальной полнотой выявления этой флоры (длительность обследования) и наличием на территории флоры участка выходов коренных карбонатных пород (урочище Даксатас), который увеличивает список флоры Т на 19 видов; без них флора Т насчитывала бы только 220 видов и подвидов, вплотную приблизившись по своему богатству к равнинно-горной флоре Ш (217 видов и подвидов) из той же подзоны.

В первую очередь мы провели сравнение видового состава восьми таймырских конкретных флор. Для каждой пары флор рассчитана относительная мера сходства по известной формуле Съёренсена—Чекановского (Семкин, 1973). Найденные значения абсолютных (число общих видов — а) и относительных мер сходства флор (б) сведены в табл. 1, объединяющую две матрицы (а и б). По матрице относительного сходства построены дендрограмма максимального сходства, дендрит и граф сходства (рис. 2).

На дендрограмме видно, что все флоры составляют две хорошо различающиеся (уровень сходства только 64.6%) группы: гипоарктическую и арктическую, в которую входит и высокоарктическая флора Ч. В арктической группе общий уровень сходства между флорами ниже, чем в гипоарктической, причем обе флоры из подзоны арктических тундр (П и Д) несколько более сходны между собой (69.7%), нежели с флорой Ч (68.4% — Ч и П, 51.7% — Ч и Д); связующим звеном в этой группе является флора П. Ядро гипоарктической группы образуют наиболее сходные между собой флоры Т и Ш (78.5%) вместе с флорой А, присоединяющейся к ним на уровне сходства 77.8% (А и Ш). Эти флоры

ТАБЛИЦА 1

Матрица значений абсолютной (а) и относительной (б) мер сходства (мера сходства K_0 Съёренсена—Чекановского)

	Ч	П	Д	А	Ш	Т	М	К
Ч		68.4	51.7	41.7	35.5	36.2	26.5	24.2
П	53		69.7	56.9	49.2	51.3	41.8	38.3
Д	52	83		62.0	59.6	64.6	53.5	53.2
А	48	76	97		77.8	74.1	60.6	59.2б
Ш	49	77	107	151		78.5	67.8	69.0
Т	54	86	123	152	179		72.4	73.4
М	42	74	107	130	161	180		71.4
К	36	64	101	121	157	175	177	

а

принадлежат к подзоне северных гипоарктических тундр. Флоры подзоны южных гипоарктических тундр присоединяются к ним через флору Т на более низком уровне сходства: М — 72.4, К — 73.4%. То же самое видно и из оптимального дендрита (рис. 2). Флора Т, таким образом, является не только связующим звеном между гипоарктической и арктической группами флор, но и центральным звеном в гипоарктической группе: обе флоры подзоны южных гипоарктических тундр, как и флора Ш, ближе к ней, чем друг к другу. Те же отношения иллюстрирует граф сходства. Хорошо видны связующая роль флоры Т в гипоарктической группе (сходство $>70\%$ со всеми остальными) и большая «рыхлость» флор арктическо-высокоарктической группы.

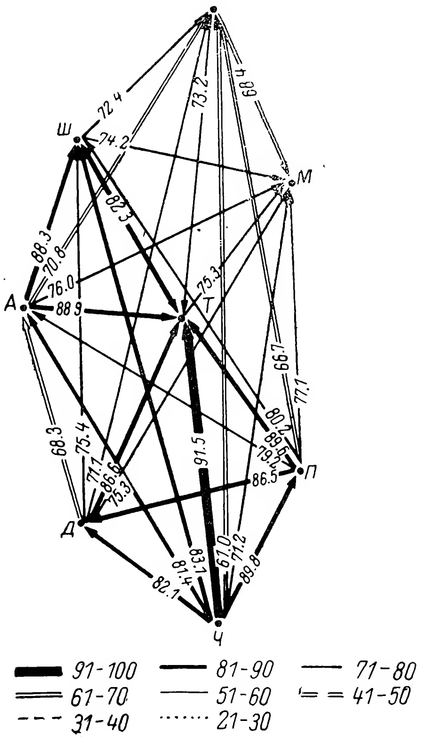
Для выяснения степени взаимной производности флор по их составу (Юрцев, Семкин, 1980) мы рассчитали для каждой пары флор меру сходства Симпсона (табл. 2). Известно, что симметричные меры сходства множеств (в данном случае флор как множеств видов) получаются путем осреднения двух несимметричных мер сходства — мер включения (Семкин, 1973), поэтому при одной и той же симметричной мере сходства двух флор они могут быть в равной мере самобытны относительно друг друга (т. е. иметь одинаковое число видов, отсутствующих в другой флоре) и могут находиться в отношении части и целого, когда все дифференциальные виды, отличающие одну флору от другой, сконцентрированы в более богатой флоре. И поэтому, чтобы судить о степени производности, «взаимовыводимости» флор по их составу, следует отнести найденную меру сходства их (например, меру сходства Съёренсена K_0 $(A;\ B)$, где A и B — сравниваемые флористические множества) к максимально возможной при данном соотношении числа видов; последний случай будет иметь место, когда меньшая флора полностью включается в большую. Такая нормировка меры сходства Съёренсена (как и меры сходства Кульчинского) дает после простых преобразований меру сходства Симпсона, находимую как наибольшую из двух мер включения

$$K_s\ (A,\ B) = \max\ [K_0\ (A;\ B),\ \ K_0\ (B;\ A)] = \frac{c}{a,\ b},$$

где c — число видов, общих для обеих флор; a и b — числа видов во флорах A и B соответственно; K_0 $(A;\ B)$ — мера включения флоры B во флору A, и т. д. (Юрцев, Семкин, 1980).

На рис. 3 приводится граф сходства восьми флор Таймыра, составленный на основании рассчитанных значений меры сходства Симпсона. Характер линий отражает класс значений меры сходства (с интервалом между классами в 10%), острия стрелок направлены в сторону более богатой флоры, в которую меньшая флора включается со значением меры K_s, указанной цифрами на стрелке. Сопоставление обоих графов (рис. 2 и 3) показывает коренную перестройку структуры отношений сходства при исключении эффекта разновеликости флор (нормировка максимально возможным сходством при данном соотношении численности флор). Резко возрасли значения меры сходства: во втором графе (рис. 3) 9 пар флор имеют сходство по K_s в интервале 81—90 и одна (Ч $\rightarrow$ Т) — 91.5%;

Рис. 3. Сравнение 8 конкретных флор Таймыра по степени взаимной производности видового состава (K_s Симпсона). Ориентированный граф максимального сходства.



11 пар в интервале 71—80 и только 4 пары — в интервале 61—70%. Минимальное сходство 61.0% между флорами Ч и К. В первом графе (рис. 2) случаи сходства выше 80% отсутствуют, преобладают значения K_0 в интервалах 51—60 (6 пар), 61—70 (6 пар) и 71—80% (6 пар), минимальные значения (Ч → К, Ч → М) лежат в интервале 21—30% (соответственно 24.2 и 26.5%). Сохраняется центральное положение флоры Т в структуре графа, что, видимо, объясняется переходным зональным положением района Тареи, где арктические и даже некоторые высокоарктические элементы флоры сосуществуют с гипоарктическими и бореальными; кроме того, имеют значение максимальная полнота выявления флоры Т, а также сочетание здесь равнинных и горных экотопов, наличие локальных выходов карбонатных пород на урочище Даксатас и поймы большой реки, текущей с юга. Но если в первом графе (рис. 2) флора Т имеет наиболее сильные связи по K_0 (*А*, *В*) с флорами подзон северных и южных гипоарктических тундр, которые и сами соединены между собой сильными флористическими связями, то на втором графе (рис. 3) при исключении эффекта неравновеликости картина меняется на противоположную: наиболее сильными связями соединены высокоарктические, арктические и отчасти северные гипоарктические флоры, тогда как обе южные гипоарктические имеют самые слабые связи как с зонально более северными флорами, так и между собой. Это говорит о их большей самостоятельности, минимальной выводимости из северных флор и друг из друга. Эту особенность второго графа можно объяснить тем, что на Таймыре арктические и даже высокоарктические элементы флоры с высокой полнотой представлены еще в полосе северных гипоарктических тундр, чему способствуют гористый (хотя бы частично) характер рельефа и наличие выходов карбонатных пород. В равнинных флорах подзоны южных гипоарктических тундр происходит существенное обеднение арктического и выпадение высокоарктического элементов, отсюда — резкое снижение сходства с ними более северных флор по K_s по сравнению с флорой Т, хотя флоры Т и К равновелики, а флора М богаче флоры Т. Тем не менее включение более северных флор во флоры К и М

ТАБЛИЦА 2

Матрица значений меры сходства Симпсона при попарном сравнении таймырских флор

Ч	П	Д	А	Ш	Т	М	К	
	89.8	88.1	81.4	83.1	91.5	71.2	61.0	Ч
		86.5	79.2	80.2	89.6	77.1	66.7	П
			68.3	75.4	86.6	75.3	71.1	Д
				88.3	88.9	76.0	70.8	А
					82.5	74.2	72.4	Ш
						75.3	73.2	Т
							68.6	М
								К

достаточно велико (интервалы значений K_s 61—70 и 71—80%), что говорит о вообще очень значительной насыщенности даже южнотаймырских равнинных флор арктическими и арктоальпийскими видами. В наибольшей степени «выводима» из других флор по своему видовому составу самая бедная высокоарктическая флора Ч, далее следуют флоры П (от Т и Д), А (Т и Ш) и отчасти Д (Т). Флора Т занимает особое положение: три флоры (П, Д, А) включаются в нее на 81—90, одна (Ч) — на 91.5%. По две флоры очень сильно включены во флору Ш (Ч и А) и во флору Д (Ч и П). Просмотр дифференциальных таксонов флоры Ч, наиболее полно включенной в другие, показал, что при сравнении с флорой Т она имеет всего 4 дифференциальных вида и подвида из числа арктических элементов. По сравнению с флорой П флора Ч имеет 6 дифференциальных (также арктических) видов и подвидов, по сравнению с флорой Д — 7.

Отсутствие некоторых из этих видов флоры Ч в названных флорах, возможно, отчасти объясняется недостаточной полнотой выявления или случайными причинами, поскольку большинство из видов (кроме *Poa abbreviata* и *Ranunculus sabinii*) — невысокоарктический элемент флоры. При сравнении с флорой К, наиболее далекой по флористическому составу от флоры Ч, оказалось, что во флоре Ч насчитывается 23 дифференциальных таксона, относящихся исключительно к арктической группе элементов. Во флорах подзоны северных гипоарктических тундр А и Ш, очень близких по составу друг другу и «выводимых» из флоры Т на 88.9 (А) и 82.5% (Ш), в числе дифференциальных видов появляются представители гипоарктической и бореальной фракций (*Salix alaxensis*, *Minuartia verna*, *Potentilla nivea* и др.). Включение флоры А во флоры Т и Ш почти одинаково (соответственно 88.9 и 89.3%), и дифференциальные таксоны распределяются в сходном количестве по группам элементов: отличие от флоры Т определяют 19 таксонов (16 арктических, 1 гипоарктический, 2 бореальных), отличие от флоры Ш — 20 (16 — арктических, 1 гипоарктический, 3 бореальных). Флора Ш имеет 38 таксонов, не известных во флоре Т (мера включения K_s — 82.5%, 28 арктических, 4 гипоарктических, 6 бореальных). Флора Ш по сравнению с флорой А значительно более своеобразна, дифференциальных таксонов в ней насчитывается 66 (43 арктических, 12 гипоарктических, 11 бореальных).

В заключение можно сделать следующие выводы.

1) Большинство ($>{}^2/_3$) изученных нами флор Таймыра имеет высокий уровень сходства по видовому составу в интервале значений меры Съёренсена—Чекановского (51—79%).

2) По богатству видового состава флоры образуют нисходящий ряд от южных гипоарктических (М → К →) через северные гипоарктические (Т → Ш → А →) и арктические (Д → П →) к высокоарктической флоре Ч, хорошо коррелирующий с уменьшением теплообеспеченности лета с юга на север.

3) По сходству видового состава сравниваемые 8 флор распадаются на уровне 64.6% меры сходства Съёренсена—Чекановского на 2 группы: первая включает флоры подзон арктических и высокоарктических тундр, вторая, более компактная, — подзон северных и южных гипоарктических тундр.

4) Группировка флор на основе меры сходства Симпсона, отражающей взаимную производность флор по видовому составу, характеризуется тем, что флоры подзоны северных гипоарктических тундр оказываются в одной группе с флорами арктической и высокоарктической подзон, специфичность состава которых невелика. Флоры подзоны южных гипоарктических тундр отличаются от флор более северных подзон Таймыра присутствием значительного числа дифференциальных гипоарктических и бореальных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука (Комаровские чтения, XXIX), 1977. 188 с. — *Арктическая* флора СССР в 8-и вып. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, вып. 1; 1963, вып. 4; М.; Л.: Наука, 1964, вып. 2; 1966, вып. 3 и 5; 1971, вып. 6; 1975, вып. 7; 1980, вып. 8. — *Варгина Н. Е.* Флора сосудистых растений. — В кн.: Ары-Мас. Л.: Наука, с. 65—86. — *Васильевская В. Д.* Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М.: Наука. 235 с. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 78—109. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 161—183. — *Ребристая О. В., Полозова Т. Г.* Флористические находки на острове Диксон (Западный Таймыр). — Нов. сист. высш. раст., 1975, т. 12, с. 280—281. — *Сафронова И. Н.* Сосудистые растения мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 50—53. — *Семкин Б. И.* Дескриптивные множества и их приложение. — В кн.: Исследования систем. Анализ сложных систем. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 83—94. — *Соколова М. В.* Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1499—1505. — *Таймыро-Североземельская* область. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 374 с. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. — Журн. Рус. бот. общ., 1931, т. 16, № 1, с. 111—124. — *Толмачев А. И., Пятков Н. П.* Обзор сосудистых растений острова Диксон. — Тр. Бот. муз. АН СССР, 1930, т. 22, с. 147—172. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1982.

УДК 581.9 (571.52)

Бот. журн., т. 69, № 2

А. В. Положий

ФЛОРА ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

A. V. POLOZHIY. FLORA OF THE YENISEY REGION IN SIBERIA

Ботаники Томского государственного университета завершили работу по составлению и изданию «Флоры Красноярского края» (10 выпусков). В составе флоры 2064 вида сосудистых растений, в том числе около 50 эндемиков. На территории края отмечены реликты третичных и приледниковых флор. Приенисейские флоры своеобразны по своей структуре и представляют интерес с точки зрения их генезиса. Они богаты хозяйственно ценными видами.

В 1980 г. завершена коллективная работа по составлению «Флоры Красноярского края» (10 выпусков). Красноярский край занимает основную часть Приенисейской Сибири (к Приенисейской Сибири мы относим Красноярский край и Тувинскую АССР).

В связи с большой протяженностью Красноярского края с севера на юг (от п-ова Таймыр до высокогорий Саян), неоднородностью рельефа и климатических условий растительность и флора края весьма разнообразны, но имеют, однако, и некоторые общие черты, свойственные Приенисейской Сибири в целом.

Флористические исследования в Приенисейской Сибири томские ботаники во главе с В. В. Ревердатто начали более 50 лет назад. В 1937 г. в соавторстве с Л. П. Сергиевской Ревердатто опубликовал первый выпуск «Конспекта приенисейской флоры», включающий сосудистые споровые, голосеменные и несколько мелких семейств однодольных растений.

В годы Великой Отечественной войны в связи с тем, что ботаники Томского государственного университета активно включились в работу по изысканию в Сибири новых источников лекарственного сырья, флористические исследования в Приенисейской Сибири были прерваны, но в начале 50-х годов возобновились ежегодные ботанические экспедиции в районы Приенисейской Сибири и было принято решение о составлении «Флоры Красноярского края».

Публикация «Флоры Красноярского края» началась с 1960 г., первоначально не в систематическом порядке. Первым был издан шестой выпуск (бобовые), затем — второй (злаки). В пятый выпуск включено большое число семейств (*Salicaceae—Rosaceae*), он состоит из четырех частей, изданных в 1967—1975 гг. Остальные выпуски издавались в порядке системы А. Энглера.

О полноте флористической изученности территории Красноярского края свидетельствует тот факт, что в данном районе проведены многолетние экспедиционные исследования, которыми были охвачены почти все районы края. Особенно детально маршрутно и полустационарно много лет в течение всего вегетационного периода исследовали южные районы края (восточные склоны Кузнецкого Алатау, Западный Саян, островные степи и лесостепи).

Неоднократно исследовали территории Приангарья и Заангарья, междуречья Подкаменной и Нижней Тунгуски. Экспедиционными исследованиями охвачены все лесные и лесотундровые районы правобережья и левобережья Енисея, тундра низовьев Енисея и о. Диксон. Томские ботаники не проводили экспедиций на Таймыр. По этой территории использовали гербарные материалы и литературные данные А. И. Толмачева, Б. А. Тихомирова и других исследователей.

Гербарные материалы, на основе которых создавалась «Флора Красноярского края», составили енисейскую коллекцию Гербария им. П. Н. Крылова в Томском университете (более 36 тыс. гербарных листов, не считая дублетного фонда). Для составления «Флоры» использовали также материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Гербария Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР, Минусинского краеведческого музея, Красноярского педагогического института.

Основными авторами «Флоры», обработавшими наиболее крупные семейства, являются В. В. Ревердатто (злаки, лютиковые), К. А. Соболевская (осоковые, лилейные), А. В. Положий (крестоцветные, розоцветные, бобовые, норичниковые и др.). Всего в составлении труда принимали участие 15 ботаников.

Распространение видов на территории края показано по 23 флористическим районам, границы которых после завершения «Флоры» будут уточняться.

Во «Флоре Красноярского края» (1960—1983) приводятся 2064 вида сосудистых растений, из них споровых — 54 вида, голосеменных — 10, цветковых — 2000, в том числе двудольных — 1468 видов, однодольных — 532. Наиболее многовидовыми семействами являются злаки (227 видов), сложноцветные (214 видов), осоковые (153 вида), бобовые (133 вида), лютиковые (105 видов). Самые крупные роды: осока (131 вид), ива (54 вида), полынь (37 видов), астрагал (35 видов).

На территории Красноярского края растут 26 видов деревьев, 136 видов кустарников и полукустарников и 1902 вида травянистых растений, включая кустарнички и полукустарнички.

О флоре Приенисейской Сибири, конечно, нельзя говорить как о флоре естественной, генетически единой. На этой территории представлены фрагменты арктической, лесной, высокогорной флор и очень своеобразная по видовому составу флора островных степей. Однако обращают на себя внимание и некоторые особенности приенисейской флоры в целом. Своеобразие этой флоры обнаруживается при сопоставлении ее по систематической структуре с флорами таких крупных регионов, как Западная и Восточная Сибирь. Для этого использованы литературные данные по количественному соотношению видов основных семейств и родов во флорах Западной и Восточной Сибири (Крылов, 1927—1964; «Флора Забайкалья», 1929—1980; Сергиевская, 1966—1972; «Флора Центральной Сибири», 1979).

Флора Приенисейской Сибири по составу основных семейств имеет определенные отличия как от Западной, так и от Восточной Сибири (табл. 1); в Приенисейской Сибири первое место во флоре занимают злаки (в Западной Сибири они занимают третье место, в Восточной — второе). Менее значительна в приенисейской флоре роль *Fabaceae* и *Rosaceae*, а сем. *Lamiaceae* не входит в число первых десяти, его замещает *Falicaceae*.

Еще большее своеобразие структуры приенисейской флоры обнаруживается на уровне родов (табл. 2). Второе место по числу видов занимает род *Salix* (в Западной и Восточной Сибири он на четвертом месте). Третье и четвертое места делят роды *Astragalus* и *Artemisia* (в Западной Сибири *Astragalus* на втором месте, *Artemisia* на шестом; в Восточной Сибири *Astragalus* на шестом месте, *Artemisia* на пятом). *Oxytropis* — типичный род для флоры Восточной Сибири

ТАБЛИЦА 1

Основные семейства во флорах Западной, Приенисейской и Восточной Сибири

Западная Сибирь	Место	Приенисейская Сибирь	Место	Восточная Сибирь	Место
Asteraceae $\frac{507}{15}$	1	*Poaceae* $\frac{227}{10.9}$	1	*Asteraceae* $\frac{308}{11.9}$	1
Fabaceae $\frac{277}{8.2}$	2	*Asteraceae* $\frac{214}{10.3}$	2	*Poaceae* $\frac{251}{9.7}$	2
Poaceae $\frac{251}{7.4}$	3	*Cyperaceae* $\frac{153}{7.5}$	3	*Fabaceae* $\frac{179}{6.9}$	3
Cyperaceae $\frac{176}{5.2}$	4	*Fabaceae* $\frac{133}{6.4}$	4	*Cyperaceae* $\frac{171}{6.5}$	4
Rosaceae $\frac{189}{5.5}$	5	*Ranunculaceae* $\frac{105}{5.1}$	5	*Brassicaceae* $\frac{140}{5.4}$	5
Brassicaceae $\frac{160}{4.7}$	6	*Caryophyllaceae* $\frac{99}{4.7}$	6	*Ranunculaceae* $\frac{138}{5.3}$	6
Caryophyllaceae $\frac{135}{4.0}$	7	*Brassicaceae* $\frac{95}{4.6}$	7	*Rosaceae* $\frac{136}{5.2}$	7
Ranunculaceae $\frac{129}{3.8}$	8,9	*Rosaceae* $\frac{84}{4.0}$	8	*Caryophyllaceae* $\frac{102}{3.9}$	8
Scrophulariaceae $\frac{129}{3.8}$	8,9	*Scrophulariaceae* $\frac{74}{3.5}$	9	*Scrophulariaceae* $\frac{85}{3.2}$	9
Lamiaceae $\frac{121}{3.6}$	10	*Salicaceae* $\frac{59}{2.8}$	10	*Lamiaceae* $\frac{76}{2.9}$	10

Примечание. Здесь и в табл. 2 рядом с названием семейства в дробях: числитель — число видов, знаменатель — процент от общего числа видов во флоре.

ТАБЛИЦА 2

Основные роды во флорах Западной, Приенисейской и Восточной Сибири

Западная Сибирь	Место	Приенисейская Сибирь	Место	Восточная Сибирь	Место
Carex $\frac{121}{3.6}$	1	*Carex* $\frac{131}{6.3}$	1	*Carex* $\frac{134}{5.1}$	1
Astragalus $\frac{101}{3.0}$	2	*Salix* $\frac{54}{2.6}$	2	*Oxytropis* $\frac{61}{2.3}$	2
Oxytropis $\frac{60}{1.8}$	3	*Astragalus* $\frac{37}{1.8}$	3,4	*Potentilla* $\frac{57}{2.2}$	3
Salix $\frac{57}{1.7}$	4	*Artemisia* $\frac{37}{1.8}$	3,4	*Salix* $\frac{52}{2.0}$	4
Hieracium $\frac{51}{1.5}$	5	*Potentilla* $\frac{35}{1.7}$	5	*Artemisia* $\frac{49}{1.8}$	5
Artemisia $\frac{47}{1.4}$	6	*Poa* $\frac{34}{1.6}$	6,7	*Astragalus* $\frac{42}{1.6}$	6
Potentilla $\frac{44}{1.3}$	7	*Ranunculus* $\frac{34}{1.6}$	6,7	*Saussurea* $\frac{36}{1.4}$	7
Allium $\frac{40}{1.2}$	8	*Oxytropis* $\frac{31}{1.5}$	8	*Pedicularis* $\frac{35}{1.3}$	8
Ranunculus $\frac{34}{1.0}$	9,10	*Draba* $\frac{24}{1.2}$	9	*Draba* $\frac{33}{1.2}$	9
Pedicularis $\frac{34}{1.0}$	9,10	*Polygonum* $\frac{23}{1.1}$	10	*Poa* $\frac{29}{1.1}$	10

(второе место) и Западной (третье место), в Приенисейской Сибири находится на восьмом месте. Некоторые роды, играющие значительную роль во флоре Западной (*Hieracium*, *Allium*) и Восточной Сибири (*Saussurea*), не входят в число основных 10 родов приенисейской флоры.

В Приенисейской Сибири многие виды сосудистых растений (87) имеют восточную (59) или реже западную (28) границы ареала. К первым относятся: *Populus alba* L., *Ranunculus auricomus* L., *Adonis vernalis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Pedicularis achilleifolia* Steph. и др.; ко вторым — *Populus suaveolens* Fisch., *Spiraea sericea* Turcz., *Ranunculus smirnovii* Ovcz. и др.

Одной из основных особенностей приенисейской флоры является ее значительный эндемизм. На территории Приенисейской Сибири известно около 50 эндемиков. Более высоким эндемизмом отличаются островные степи, в состав их флоры входят 23 эндемичных вида (Положий, Мальцева, 1976). Кроме эндемиков, здесь зарегистрированы 38 видов, которые можно назвать субэндемиками. Они имеют Алтае-Хакасско-Монгольский, Дауро-Хакасско-Тувинский, Дауро-Хакасско-Монгольский, Хакасско-Алтайский ареалы, что указывает на существование в прошлом тесных связей флоры приенисейских степей со степями Юго-Восточного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии (Положий и др., 1976).

Следующей особенностью флоры Приенисейской Сибири является содержание в ее составе многочисленных реликтов разного возраста. В южных горнолесных районах Приенисейской Сибири (Саяны, Минусинская котловина) сохранились реликты третичных широколиственных лесов (*Festuca extremiorientalis* Ohwi, *F. altissima* All., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Galium odoratum* (L.) Scop.). В островных степях отмечены реликты, вероятно, плиоценового возраста (*Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *O. includens* Basil., *Cymbaria daurica* L., *Matthiola odoratissima* (Bieb.) R. Br., *Caragana bungei* Ledeb. и др.), а также пустынно-степные (*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq., *Nitraria sibirica* Pall., *Halogeton glomeratus* (Bieb.) C. A. Mey.).

Особенностью флоры приенисейских степей является нахождение в ее составе целой группы плейстоценовых реликтов. Изучению этой группы большое внимание уделяли Ревердатто (1934, 1940, 1960) и Соболевская (1941, 1946). В работах этих авторов приводится ряд высокогорных видов, имеющих изолированные от основного ареала местонахождения на территории островных приенисейских степей (*Gentiana decumbens* L., *Pedicularis tristis* L., *Draba hirta* L., *Potentilla nivea* L. и др.). Эти виды в современных степных флорах авторы вполне обоснованно относят к группе гляциальных реликтов, список которых в островных приенисейских степях пополнен нашими исследованиями (Положий, Мальцева, 1970).

Ревердатто выделил и описал в приенисейских степях группу перигляциально-степных реликтов. К этой группе он отнес виды, сформировавшиеся, как можно предполагать по их морфологии и генетическим связям, на приледниковых пространствах в условиях криоксеротического климата. Последующие исследования показали, что далеко не все виды, сформировавшиеся, вероятно, на приледниковых пространствах, правомерно считать реликтами.

Родственные связи в отдельных группах видов (семейства бобовых, крестоцветных) позволяют допустить, что на перигляциальных пространствах Приенисейской Сибири происходило формирование не только криоксерофитов, но и криомезофитов, и не только узкоспециализированных, но и менее специализированных, и следовательно, не утративших экологической пластичности видов. Это представление вполне согласуется с выводами палинологов (Гричук М., Гричук В., 1960) о существенных колебаниях климатических условий в течение ледниковых эпох, во всяком случае о неоднократных сменах криоксеротических условий криогидротическими.

Некоторые виды приледникового происхождения в послеледниковое время вошли, вероятно, в состав высокогорных и арктических флор (например, виды *Hedysarum*). Другие хорошо адаптировались к условиям современных степей (например, *Potentilla sericea* L., *Chamaerhodes erecta* Bunge, *Bupleurum multinerve* DC.). И только узкоспециализированные виды отчасти сохранились в современных степях в качестве реликтов.

К перигляциальным реликтам можно отнести *Pulsatilla tenuiloba* (Turcz.) Juz., *Androsace dasyphylla* Bunge, *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz. и некоторые другие. Они отличаются малой конкурентоспособностью, строгой приуроченностью к определенным местообитаниям, слабой возобновляемостью.

Интересным фактом в свете познания генезиса современных сибирских флор является существование изолированных местонахождений некоторых типичных степных и арктических видов на территории лесной области в Приенисейской Сибири, где в отличие от Западной и Восточной Сибири на широте 58—63° в долинах рек Енисея, Ангары, Подкаменной Тунгуски встречаются *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Veronica incana* L., *Aconitum barbatum* Pers., *Potentilla longifolia* Willd. ex Schlecht. и некоторые другие (Ревердатто, 1960). Изолированность местонахождений этих степных видов от основных ареалов дает основание считать их в лесной области реликтами, вероятно, плиоценового возраста. На такой же широте в лесной области отмечены удаленные на сотни километров от основного ареала местонахождения арктических видов: *Arctous alpina* (L.) Nied., *Veratrum misae* (Širj.) Loes. fil., *Pedicularis verticillata* L., *Juncus arcticus* Willd. и др. (Ревердатто, 1960; Положий, 1964). Изолированные местонахождения арктических видов в лесной области с наибольшей вероятностью можно объяснить, если допустить, что в ледниковые эпохи эти виды продвигались к югу и сохранились в современной лесной флоре Приенисейской Сибири в качестве плейстоценовых реликтов.

Приведенные факты свидетельствуют о значительном своеобразии флоры в Приенисейской Сибири. Изучение ее представляет большой научный интерес для познания генезиса сибирских флор, а также процессов адаптивной эволюции сосудистых растений.

Флора Приенисейской Сибири богата хозяйственно ценными растениями. В ее составе значительный удельный вес занимают растения высокого кормового достоинства. Опытные сельскохозяйственные станции и Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства получили отличные результаты при создании ряда высокоурожайных, холодостойких и засухоустойчивых сортов кормовых трав путем селекции и гибридизации местных приенисейских видов злаков, бобовых, зонтичных с инорайонными видами. Некоторые эндемичные виды приенисейской флоры (например, *Hedysarum minussinense* B. Fedtsch., *Poa krylovii* Reverd. и др.) перспективны для испытания в культуре в качестве кормовых растений.

В высокогорных, горно-лесных и степных районах Приенисейской Сибири распространены и имеют высокое обилие многие ценные лекарственные растения: *Rhodiola rosea* L., *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Thermopsis lanceolata* R. Br., а также виды родов *Bupleurum*, *Erysimum*, *Thymus* и др. Только в Хакасской автономной области произрастают около 50 видов, применяемых в научной медицине (Положий, 1973). Флора Приенисейской Сибири, имеющая сложную историю формирования, несомненно перспективна для поисков новых источников растительного сырья, особенно растений, содержащих биологически активные вещества.

Завершение «Флоры Красноярского края» обеспечивает необходимую научную основу как для дальнейшего теоретического исследования флоры этого крупного региона Сибири, так и для проведения специальных ресурсных исследований в целях ее полноценного рационального использования. Интенсивное хозяйственное освоение территории Красноярского края, особенно южных его районов, приводит к обеднению природной флоры, к исчезновению из ее состава многих ценных в научном и практическом отношениях видов.

Нередко допускается необоснованная распашка целинных участков на горных склонах, в результате чего исчезают некоторые приуроченные к таким местообитаниям виды, прежде всего реликты.

Большой ущерб природному растительному покрову приносит неумеренное, неправильное использование степей в качестве пастбищ для овец. Все это приводит к тому, что многие виды, в том числе ценные в хозяйственном и научном отношениях, становятся редкими, некоторые полностью исчезают. Например, в степях Хакасии около 50 лет тому назад Ревердатто относил к числу доминантов *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, а в настоящее время этот вид встречается очень редко и лишь единичными экземплярами. Редкими стали и многие другие ценные в кормовом отношении виды злаков и бобовых. Приобрели большую редкость или уже исчезли в некоторых районах такие интересные в научном отношении виды, как *Cymbaria daurica* L., *Matthiola odoratissima* (Bieb.) R. Br., *Phlox sibirica* L. и др. Все более малочисленными становятся многие эндемики: *Adenophora rupestris* Reverd., *Potentilla elegantissima* Polozh., *Oxytropis includens* Basil. и др. К числу редких в Приенисейской Сибири относятся уже более 200 видов сосудистых растений.

В связи с интенсивным хозяйственным освоением территории Красноярского края стоит неотложная задача обеспечить надежную охрану природной флоры этой территории. Одним из эффективных путей сохранения видового богатства флоры является создание флористических заказников, в первую очередь в Абаканской степи (Хакасская автономная область) и на междуречье рек Подкаменной Тунгуски и Нижней Тунгуски (Эвенкийский автономный округ). Необходимы также разработка и строгое соблюдение системы использования пастбищ в южных степных районах края и совершенствование противопожарных мероприятий в лесных районах.

ЛИТЕРАТУРА

Гричук М. П., *Гричук В. П.* О приледниковой растительности на территории СССР. — В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960, с. 66—100. — *Караваев М. Н.* Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 189 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Тт. 1—12. Томск: Изд-во ТГУ, 1927—1964. — *Положий А. В.* Ледниковые реликтовые виды и ассоциации в нижнем течении рек Подкаменной Тунгуски и Чуни. — В кн.: Растительный покров Красноярского края, т. 1. Новосибирск: СО Центр. Сиб. бот. сада, 1964, с. 60—64. — *Положий А. В.* Лекарственные и перспективные для медицины растения Хакасии. Томск: Изд-во ТГУ, 1973. 158 с. — *Положий А. В.*, *Мальцева А. Т.* Еще один рефугиум ледниковых реликтов на юге Приенисейской Сибири. — Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1970, вып. 1, с. 24—29. — *Положий А. В.*, *Мальцева А. Т.*, *Смирнова В. А.* Анализ флоры приенисейских островных степей. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 910—925. — *Ревердатто В. В.* Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. — Тр. Томск. унив., 1934, т. 86, с. 1—8. — *Ревердатто В. В.* Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. — Сов. бот., 1940, т. 2, с. 48—64. — *Ревердатто В. В.* Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири. — В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск: Иркутск. кн. изд-во, 1960, с. 111—137. — *Сергиевская Л. П.* Флора Забайкалья. Тт. 1—4. Томск: Изд-во ТГУ, 1966—1972. — *Сергиевская Л. П.*, *Ревердатто В. В.* Конспект приенисейской флоры, вып. 1. Томск: Изд-во ТГУ, 1937. 46 с. — *Соболевская К. А.* Реликтовые ассоциации ледниковой эпохи в Хакасии. — Изв. ВГО, 1941, т. 73, вып. 3, с. 464—467. — *Соболевская К. А.* К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. — Изв. Сиб. фил. АН СССР, 1946, вып. 1, с. 39—40. — *Флора* Забайкалья. Тт. 1—8. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Л.: Наука, 1929—1980. — *Флора* Красноярского края. Тт. 1—10. Томск: Изд-во ТГУ, 1960—1983. — *Флора* СССР. Тт. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1934—1964. — *Флора* Центральной Сибири. Тт. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1979.

Томский государственный университет.

Получено 14 V 1982.

УДК 582.475 : 581.524 (571.1/.5)

Бот. журн., т. 69, № 2

В. А. Демьянов, А. О. Суйтсо

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) НА СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ПУТОРАНЕ (СЕВЕР СРЕДНЕ-СИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ)

V. A. DEMYANOV, A. O. SUYTSO. QUANTITATIVE ESTIMATION OF THE EFFECT OF *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) UPON THE STRUCTURE OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE PUTORANA (THE NORTH OF THE MIDDLE-SIBERIAN PLATEAU)

Различными методами (расчет коэффициента ассоциированности Ю. А. Злобина; вычисление η^2, характеризующего силу эдификаторного воздействия популяции вида-эдификатора на живой покров) определяли влияние *Larix gmelinii* на строение растительного покрова лесного, субгольцового и гольцового поясов растительности на северо-западе плато Путорана. Установлено, что средообразующее воздействие лиственницы Гмелина ослабевает по мере подъема к верхней границе леса и проявляется в лесах на расстоянии до 6—7 м от ее ствола, в редколесьях — на расстоянии до 4—5, в рединах субгольцового пояса — на расстоянии до 2—3 м. В нижней части гольцового пояса, там, где среди участков тундровой растительности еще встречаются одиночные сильно угнетенные деревья, эдификаторная роль лиственницы Гмелина минимальна — фитогенное поле ее ограничивается малым подкроновым пространством или даже узкой зоной непосредственно около стволов. Расчеты η^2 показали, что сила эдификаторного воздействия лиственницы Гмелина на живой покров наибольшая в лесах ($\eta^2=0.20$), ослабевает в редколесьях ($\eta^2=0.16$) и наименьшая в рединах ($\eta^2=0.12$).

В настоящее время утвердилось мнение о том, что отдельные растения и ценопопуляции в процессе своей жизнедеятельности изменяют условия среды обитания и тем самым оказывают влияние друг на друга. Наиболее сильное средообразующее воздействие в фитоценозах оказывают виды-эдификаторы. В различных условиях среды обитания сила воздействия одних и тех же эдификаторов на другие растения может значительно меняться. В связи с этим в исследованиях часто встает задача сравнения и оценки эдификаторного воздействия того или иного вида в различных условиях среды обитания, при этом большой интерес представляет использование количественных методов при оценке эдификаторной роли видов (Лавренко, 1947). Кроме того, в исследованиях часто бывает важно установить, где проходит рубеж, за которым тот или иной вид утрачивает (или, наоборот, приобретает) роль эдификатора сообщества.

Изучая строение растительного покрова лесов, редколесий и редин на северо-западе плато Путорана, мы уделили большое внимание выяснению роли *Larix gmelinii* в регулировании состава и структуры нижних ярусов. Установлена ее общая ценотическая роль в сообществах лесов, редколесий и редин (Демьянов, 1982а) и степень ее влияния на растения нижних ярусов (Демьянов, 1982б). Целью данной работы было получение количественной характеристики влияния лиственницы Гмелина (как отдельной особи, так и популяции в целом) на строение растительных сообществ лесного, субгольцового и гольцового поясов.

Значительный перепад высот в Путоране (средняя высота плато достигает 900—1200 м над ур. м.; максимальные относительные высоты в районе исследований составляют почти такие же величины) обусловливает наличие трех хорошо выраженных поясов растительности: лесного (северотаежного), субгольцового (горно-лесотундрового) и гольцового (горно-тундрового). В данном сообщении мы не будем подробно останавливаться на характеристике растительного покрова района исследований.[1] Отметим только, что лесной пояс в районе оз. Капчук сложен в основном формациями *Larix gmelinii* (а также *L.* ×*czekanowskii*), *Betula tortuosa* и *Picea obovata*, верхняя граница его проходит на высоте 250—500 м над ур. м. Незначительные площади в лесном поясе занимают лиственничные и березовые редколесья. Редколесья представляют собой разреженные насаждения, сомкнутость которых не превышает 0.2—0.3. В субгольцовом поясе господствуют кустарниковые заросли из *Duschekia fruticosa* и *Betula nana*; в нижней части пояса распространены кривоствольные березняки из *Betula tortuosa*; значительную роль в покрове субгольцового пояса играет *Larix gmelinii*. Выше 400—700 м субгольцовый пояс сменяется горно-тундровым (гольцовым) поясом, который сложен преимущественно кустарничковыми (из *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*) щебнистыми тундрами.

Исследования проводили на ключевых участках, выбранных в сообществах всех высотных поясов. Всего таких участков было 4: два в лесном поясе и по одному в субгольцовом и гольцовом поясах.

Первый участок был выбран в лиственничнике ольховом голубично-брусничном зеленомошном (70—75 м над ур. м., 10—15 м над уровнем оз. Капчук). Сомкнутость древесного яруса — 0.4; состав — 10Лц+Е. Под пологом древесного яруса развит подлесок из *Duschekia fruticosa*. Кустарниковый ярус сформирован *Rosa acicularis* и *Ribes triste*. Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.4—

---

[1] Описание растительного покрова в районе оз. Капчук приводится в работах Б. Н. Норина (Норин, Китсинг, 1982; Норин и др., 1982).

0.5) представлен синузиями *Vaccinium vitis-idaea* (40%), *V. uliginosum* (30%) и *Ledum palustre* (20%). Лишайниково-моховой покров (покрытие 90%) сложен синузиями *Pleurozium schreberi* и *Ptilidium ciliare*.

Второй участок был выбран в лиственничном бруснично-голубичном лишайниковом редколесье лесного пояса (110—115 м над ур. м.). Сомкнутость древесного яруса — 0.2—0.3; состав — 10Лц+Б. Кустарниковый ярус (сомкнутость 0.2) сформирован *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.4) представлен синузиями *Vaccinium uliginosum* (30%), *V. vitis-idaea* (5%) и *Empetrum nigrum* (3%). Мохово-лишайниковый покров (покрытие 90%) сложен почти целиком лишайниками: *Cladina stellaris* (40%), *C. rangiferina* (20%), *Cetraria cucullata* (3%), *C. islandica* (3%); под кронами деревьев развит моховой покров из *Pleurozium schreberi* (3%) и *Ptilidium ciliare* (5%).

В субгольцовом поясе исследования проводили на участке лиственничной осоково-голубичной лишайниковой редины (290—300 м над ур. м.). Сомкнутость древесного яруса здесь менее 0.1. Деревья располагаются группами-куртинами на расстоянии 10—15 м друг от друга. Растительность нижних ярусов размещена по площади описываемого участка крайне неравномерно — обнаруживается явная приуроченность как отдельных видов, так и образованных ими синузий либо к куртинам лиственниц, либо к группировкам межкроновых пространств. Кустарниковый ярус здесь сформирован почти целиком *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.5) слагают синузии *Carex melanocarpa* (20%), *Vaccinium uliginosum* (20%) и *Kobresia myosuroides* (10%). В мохово-лишайниковом покрове (покрытие 80%) преобладают лишайники: *Cladina rangiferina* (30%), *C. stellaris* (10%), *Cetraria islandica* (20%), а также мхи — *Ptilidium ciliare* (10%) и *Rhacomitrium lanuginosum* (3%).

Последний, четвертый участок был выбран в нижней части гольцового пояса (570—580 м над ур. м.), где среди щебнистых кустарничковых тундр встречаются еще одиночные сильно угнетенные лиственницы. Деревья располагаются на значительном (до 50 м и более) расстоянии друг от друга. У лиственницы Гмелина здесь отмечены все формы роста — от стланика до искривленного деревца. Кустарниковый ярус в таких «рединах» отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус сформирован синузиями *Cassiope tetragona* (40%), *Dryas octopetala* (20%) и *Vaccinium uliginosum* (10%). В мохово-лишайниковом покрове (покрытие 80%) преобладают *Cladina stellaris* (40%), *C. rangiferina* (20%), *Cetraria cucullata* (10%) и *C. islandica* (3%), а также мхи — *Rhacomitrium lanuginosum* (10%) и *Ptilidium ciliare* (1%).

Одним из способов оценки влияния лиственницы Гмелина на растения других ярусов через изменение условий среды может служить поведение растений, выполняющих роль измерителей среды — фитометров (Уранов, Михайлова, 1974). При этом растение, влияние которого изучается, принимается за действующий вид, а фитометры — за подчиненные виды (Уранов, 1935, 1968).

Наиболее четко в фитоценозах выявляются фитогенные поля растений-эдификаторов. Самое сильное эдификаторное воздействие в ценозах оказывают деревья, в связи с чем их фитогенные поля выявляются достаточно четко. Известно немало работ, в которых описывается влияние деревьев на живой покров. В большинстве их авторы рассматривают отличия растительного покрова вокруг деревьев от покрова межкроновых пространств и анализируют изменение обилия и встречаемости видов, происходящее по мере удаления от дерева (Лащинский, Гинзбург, 1972; Лащинский, 1975, 1981, и др.). Установлено, что вокруг деревьев в границах их фитогенных полей существует несколько зон («колец»), различающихся по степени влияния дерева на растения других ярусов (Ротшильд, 1960; Миняев, 1963; Arnold, 1964; Левичев, 1975; Lange, Reynolds, 1981, и др.). Концентрический рисунок поля сохраняется в процессе всего индивидуального развития особи, причем с возрастом он может претерпевать значительные изменения. Так, у древесных пород наблюдается смещение внешних границ зон от центра поля к его периферии (Проскуряков, 1972; Разумовский, 1981, и др.). Очевидно, что такое смещение может быть вызвано не только (и не столько) особенностями индивидуального развития особи того или иного вида, но чаще всего обусловлено различиями эдафических условий местопроизрастания.

Для установления связи между лиственницей Гмелина и видами нижних ярусов мы разработали метод, основанный на теоретических положениях А. А. Уранова (1965) о фитогенном поле. Детальное описание этого метода приводится в нашей работе (Демьянов, 1978). Здесь следует лишь отметить, что источником, создающим фитогенное поле, считалось отдельное дерево или куртина лиственницы Гмелина. От каждого выбранного нами дерева в разных направлениях закладывали линейные трансекты протяженностью 6—10 м. Каждый трансект разбивали на отрезки протяженностью в 1 м, на которых определяли частоту фактической встречаемости пар видов, выполняющих роль фитометров. Затем определяли частоту ожидаемой встречаемости этих же пар видов по отношению к случайным точкам, взятым на тех же метровых отрезках. На основании полученных данных рассчитывали коэффициент ассоциированности (Злобин, 1976) этих пар видов на разном удалении от источника фитогенного поля и по его изменению судили о характере влияния лиственницы Гмелина на растения нижних ярусов.

Было найдено, что радиусы фитогенных полей лиственницы Гмелина в лесах достигают 6—7, в редколесьях — 4—5, а в рединах субгольцового пояса не превышают 2—3 м (табл. 1). В нижней части гольцового пояса, там где еще встречаются одиночные деревья, влияние лиственницы Гмелина на растения нижних ярусов минимально — вблизи них нет особых растительных группировок (кроме случаев, когда лиственница Гмелина образует стланик). Лиственница Гмелина здесь полностью утрачивает роль эдификатора — ее фитогенное поле ограничивается малым подкроновым пространством (в этом случае радиус поля не превышает 1 м) или даже узкой зоной непосредственно около стволов.

Таким образом, при подъеме к верхней границе леса происходит постепенное уменьшение размеров фитогенных полей лиственницы Гмелина, что обусловливает постепенный распад ценотических связей в лесных сообществах, а вместе с тем указывает на ослабление эдификаторной роли этой древесной породы.

Однако для оценки эдификаторной роли вида в сообществе совершенно недостаточно ограничиться выяснением степени влияния отдельной особи вида-

ТАБЛИЦА 1

Изменение коэффициента ассоциированности (ΔA по: Злобин, 1976) некоторых видов травяно-кустарничкового яруса по мере удаления от ствола *Larix gmelinii* в растительных группировках разных высотных поясов

Виды-фитометры	Растительная группировка	Изменение коэффициента ассоциированности								
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10
Calamagrostis langsdorffii+*Vaccinium vitis-idaea*	Лиственничник ольховый голубично-брусничный зеленомошный	0.26	0.27	0.19	0.18	0.17	0.17	0.06	0.02	0.07
Calamagrostis langsdorffii+*Vaccinium uliginosum*	То же	0.88	0.79	0.46	0.38	0.36	0.35	0.05	0.05	0.05
Carex vaginata+*Vaccinium vitis-idaea*	Лиственничное бруснично-голубичное лишайниковое редколесье	0.02	0.08	0.06	0.08	0.39	0.35	0.38	0.34	0.39
Carex vaginata+*Vaccinium uliginosum*	То же	0.64	0.61	0.61	0.61	0.05	0.05	0.07	0.08	0.04
Carex melanocarpa+*Vaccinium uliginosum*	Лиственничная осоково-голубичная лишайниковая редина	0.01	0.05	0.09	0.08	0.09	—	—	—	—
Carex melanocarpa+*Dryas octopetala*	То же	0.22	0.30	0.53	0.55	0.53	—	—	—	—
Carex melanocarpa+*Empetrum nigrum*	То же	0.05	0.10	0.29	0.30	0.30	—	—	—	—

эдификатора на некоторые виды подчиненных ярусов. Необходимо дать оценку влияния всей популяции этого вида на строение сообщества. Воспользовавшись методом количественной оценки эдификаторной роли вида, разработанным С. Ф. Котовым (1982) на основе метода Ипатова (Ипатов, Кирикова, 1977), мы попытались дать оценку влияния лиственницы Гмелина на строение растительного покрова лесов, редколесий и редин района исследований. С этой целью в каждом из исследованных ценозов на параллельных трансектах закладывали по 250 площадок в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах.[2] Площадки на трансектах располагались случайно; на них отмечали общее проективное покрытие яруса и покрытие отдельных видов растений. От центра каждой площадки измеряли расстояние до ближайшего дерева и его радиус на высоте 1.3 м. На основании полученных данных рассчитывали силу эдификаторного влияния лиственницы Гмелина на растения подчиненных ярусов по формуле

$$F = \sum \frac{r^2}{l^2} \text{ (Котов, 1982),}$$

где l — расстояние от центра учетной площадки до ближайшего дерева, а r — радиус ствола этого дерева. Связь силы эдификаторного воздействия лиственницы Гмелина с проективным покрытием растений нижних ярусов оценивали величиной η^2. Найденные зависимости в большинстве случаев носят криволинейный характер. В связи с этим при обработке полученных данных был использован дисперсионный анализ (Боч и др., 1970; Ипатов, Кирикова, 1977, и др.). Для оценки эдификаторного воздействия лиственницы Гмелина на травяно-моховой покров в сообществах лесного, субгольцового и гольцового поясов мы применили способ расчета, предложенный В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1977), при этом в обработку были включены лишь наиболее обильные и часто встречающиеся виды. Изучение влияния лиственницы Гмелина на строение растительного покрова проводили в тех же растительных сообществах лесного, субгольцового и гольцового поясов, где изучали фитогенные поля этой древесной породы.

Количественная оценка влияния лиственницы Гмелина на строение растительных сообществ разных высотных поясов показала, что в лиственничнике лес-

ТАБЛИЦА 2

Дисперсионный анализ связи травяно-мохового покрова участка лиственничника ольхового голубично-брусничного зеленомошного с эдификаторным воздействием *Larix gmelinii*

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %	Факториальное варьирование S_x	Общее варьирование S_y	η^2	$S_x/\Sigma S_x$
Vaccinium vitis-idaea	98	30	75.99	992.35	0.08 *	0.08
V. uliginosum	14	24	11.02	109.89	0.1	0.01
Lycopodium annotinum ssp. *pungens*	19	12	16.59	75.83	0.22	0.02
Calamagrostis langsdorffii	40	8	7.07	45.63	0.16	0.01
Pleurozium schreberi	92	48	525.6	2492.72	0.21	0.55
Hylocomium splendens	26	37	159.3	752.48	0.21	0.17
Ptilidium ciliare	26	16	154.58	256.97	0.6	0.16
Сумма дисперсий . . .			950.15	4725.88		1.00

$$\eta^2 = \frac{950.15}{4725.88} = 0.20$$

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5 звездочкой отмечены значения η^2, недостоверные на 95%-ном доверительном уровне.

---

[2] Для описания травяно-кустарничкового яруса пользовались рамкой размером 0.20×0.50 м, а для описания мохово-лишайникового яруса — размером 0.10×0.25 м (Норин, 1970, 1979; Тихомиров, Норин, 1972).

ного пояса эта древесная порода оказывает наиболее сильное эдификаторное воздействие на растительный покров ($\eta^2=0.20$, табл. 2), в лиственничном редколесье влияние ее несколько ослабевает, хотя и остается еще достаточно высоким ($\eta^2=0.16$, табл. 3). В рединах субгольцового пояса эдификаторное воздействие лиственницы Гмелина на растения подчиненных ярусов еще более ослабевает ($\eta^2=0.12$, табл. 4). В нижней части гольцового пояса, несмотря на то что влияние растений древесного яруса минимальное, сила эдификаторного воз-

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ связи травяно-мохового покрова участка лиственничного бруснично-голубичного лишайникового редколесья с эдификаторным воздействием *Larex gmelinii*

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %	Факториальное варьирование S_x	Общее варьирование S_y	η^2	$S_x/\Sigma S_x$
Vaccinium uliginosum	96	26	65.64	619	0.11	0.12
V. vitis-idaea	80	11	12.55	194.87	0.06	0.02
Empetrum nigrum	44	18	49.98	205.98	0.24	0.09
Carex vaginata	30	11	5.71	36.19	0.16	0.01
Cladina stellaris	76	24	127.25	797.1	0.16	0.24
C. rangiferina	69	18	37.93	552.67	0.07	0.07
Cetraria islandica	54	14	35.86	318.44	0.11	0.07
C. cucullata	27	6	2.34	16.2	0.14	0.01
Pleurozium schreberi	24	12	170.96	437.19	0.39	0.32
Ptilidium ciliare	23	15	11.77	141.55	0.08	0.02
Aulacomnium palustre	8	11	16.11	25.14	0.64	0.03
Сумма дисперсий . .			536.1	3344.33		1.00

$$\eta^2=\frac{536.1}{3344.33}=0.16$$

ТАБЛИЦА 4

Дисперсионный анализ связи травяно-мохового покрова участка лиственничной осоково-голубичной лишайниковой редины с эдификаторным воздействием *Larix gmelinii*

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %	Факториальное варьирование S_x	Общее варьирование S_y	η^2	$S_x/\Sigma S_x$
Vaccinium uliginosum	70	16	36.6	329.23	0.11	0.13
Carex melanocarpa	60	19	15.93	528.96	0.03	0.06
Kobresia myosuroides	28	12	62.92	149.44	0.42	0.22
Dryas octopetala	22	20	26.55	150.24	0.18	0.09
Andromeda polifolia	21	9	2.99	20.59	0.15	0.01
Tofieldia coccinea	34	6	0.72	8.72	0.08*	0.003
Arctous alpina	9	19	30.49	55.16	0.55	0.11
Cladina stellaris	72	18	12.81	387.24	0.03	0.04
C. rangiferina	38	13	15.52	116.7	0.13	0.05
Cetraria islandica	50	14	21.69	194.61	0.11	0.08
C. nivalis	37	7	2.86	10.96	0.26	0.01
Rhacomitrium lanuginosum	44	23	55.75	452.15	0.12	0.19
Alectoria ochroleuca	25	10	2.22	35.35	0.06	0.005
Cornicularia divergens	5	11	1.19	4.86	0.25	0.002
Сумма дисперсий . .			288.24	2444.21		1.000

$$\eta^2=\frac{288.24}{2444.21}=0.12\,.$$

действия лиственницы Гмелина не снижается ($\eta^2=0.12$, табл. 5). Это, вероятно, связано с тем, что в сообществах, где древесный ярус сильно разрежен, величина η^2, используемого в качестве меры эдификаторного воздействия лиственницы Гмелина на растения нижних ярусов, отражает влияние лишь отдельных деревьев (в границах их фитогенных полей), но не всего древесного яруса в целом.

ТАБЛИЦА 5

Дисперсионный анализ связи травяно-мохового покрова участка дриадово-кассиоповой щебнистой тундры с эдификаторным воздействием *Larix gmelinii*

Вид	Встречаемость, %	Среднее проективное покрытие, %	Факториальное варьирование S_x	Общее варьирование S_y	η^2	$S_x/\Sigma S_x$
Vaccinium uliginosum	58	18	3.57	141.79	0.03 *	0.02
V. vitis-idaea	48	8	12.11	45.02	0.27	0.05
Dryas octopetala	33	19	12.4	169.44	0.07	0.06
Empetrum nigrum	10	18	21.92	45.76	0.48	0.1
Cassiope tetragona	39	15	5.17	134.73	0.04 *	0.02
Carex melanocarpa	32	7	5.24	20.23	0.26	0.02
Tofieldia coccinea	23	6	2.51	6.15	0.41	0.01
Cladina stellaris	70	17	38.78	187.35	0.21	0.17
C. rangiferina	52	17	44.63	247.39	0.18	0.2
Cetraria islandica	77	26	45.26	584.64	0.08	0.2
C. cucullata	31	7	5.37	15.44	0.35	0.02
Rhacomitrium lanuginosum	37	19	29.6	329.82	0.09	0.13
Andrea rupestris	8	16	2.88	4.95	0.58	0.01
Сумма дисперсий . .			229.42	1932.74		1.00

$$\eta^2=\frac{229.42}{1932.74}=0.12$$

Подводя итоги, можно заключить, что использование количественных методов для оценки влияния лиственницы Гмелина на строение растительного покрова лесов, редколесий и редин позволяет получить объективную оценку эдификаторной роли этой древесной породы в сообществах разных высотных поясов на северо-западе плато Путорана.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., Василевич В. И., Игнатенко И. В. Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. — Экология, 1970, т. 5, с. 25—34. — *Демьянов В. А.* Метод изучения фитогенных полей древесных пород. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1302—1308. — *Демьянов В. А.* Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина в растительных сообществах горных поясов на северо-западе плато Путорана. — В кн.: VIII Всес. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий»: Тез. докл., т. II. Растительность высокогорий (закономерности распределения, классификация, структура, продуктивность). Свердловск: Наука, 1982а, с. 29. — *Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 4, с. 500—507. — *Злобин Ю. А.* Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценотическую структуру растительного покрова. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 4, с. 466—479. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1441—1445. — *Котов С. Ф.* Количественная оценка эдификаторной роли вида. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 235—240. — *Лавренко Е. М.* Об изучении эдификаторов растительного покрова. — Сов. бот., 1947, т. 25, № 1, с. 5—16. — *Лащинский Н. Н.* О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. — Бот. журн., 1975, т. 62, № 12, с. 1721—1727. — *Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с. — *Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х.* К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1972, т. 5, № 1, с. 128—131. — *Левичев И. Г.* О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 7, с. 969—976. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Наука, 1963. 262 с. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И.* Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 15—25. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И., Михайлова О. И.* и др. Растительность каменистых осыпей плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1609—1617. — *Проскуряков М. А.* Особенности формирования травостоя в ельниках Заилийского Алатау. — Лесоведение, 1972, т. 3, с. 60—70. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Ротшильд Е. В.* Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 12, с. 1750—1770. — *Тихомиров Б. А., Норин Б. Н.* Изучение растительности как компонента биогеоценозов Крайнего Севера. — В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 53—60. — *Уранов А. А.* О сопряженности компонентов растительных ценозов. — Учен. зап. фак. естеств. — МГПИ им. В. И. Ленина, 1935, т. 1, с. 59—86. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники, т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Уранов А. А.* К вопросу о сопряженности растений в ценозе. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968, с. 183—208. — *Уранов А. А., Михайлова Н. Ф.* Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 79, № 5, с. 151—159. — *Arnold J. F.* Zonation of understury vegetation around a juniper tree. — J. Range Manag., 1964, vol. 17, № 1, p. 41—42. — *Lange R. T., Reynolds T.* Halo-effect in native vegetation. — Trans. Roy. Soc. Austral., 1981, vol. 105, № 3—4, p. 213—214.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и Тартуский государственный университет.

Получено 20 XII 1982.

УДК 58.01/.036 : 581.162.1

Бот. журн., т. 69, № 2

И. Г. Завадская, Т. А. Антропова

ВЛИЯНИЕ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ ЛИСТЬЕВ УСТОЙЧИВЫХ И ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ К ЗАСУХЕ РАСТЕНИЙ НА ПЕРВИЧНУЮ И ОБЩУЮ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК

I. G. ZAVADSKAYA, T. A. ANTROPOVA. THE EFFECT OF DEHYDRATION OF LEAVES OF DROUGHTRESISTANT AND DROUGHTSENSITIVE PLANTS ON PRIMARY AND GENERAL THERMOSTABILITY OF CELLS

Теплоустойчивость движения протоплазмы и способности к плазмолизу эпидермальных клеток, определяемая сразу после краткосрочного нагрева (первичная теплоустойчивость), возрастала у частично обезвоженных листьев лишь у засухоустойчивых растений и не увеличивалась у чувствительных к засухе. У некоторых неустойчивых к засухе растений терморезистентность движения протоплазмы при обезвоживании даже снижалась, в то время как устойчивость к нагреву способности к плазмолизу не изменялась. Таким образом, разные функции одной и той же клетки растений-мезофитов могут изменять устойчивость к высокой температуре при потере воды неоднозначно.

Теплоустойчивость обезвоженных изолированных листьев, определяемая по отмиранию тканей через несколько дней после нагрева (общая теплоустойчивость), среди изученных устойчивых к засухе растений увеличивалась только у одного вида. Вместе с тем в ответ на обезвоживание возрастала общая теплоустойчивость у некоторых мезофитов. Изменения общей теплоустойчивости при обезвоживании изолированных листьев в отличие от первичной теплоустойчивости клеток не коррелируют с засухоустойчивостью растений.

Повышение температуры воздуха в природе сопровождается нарастанием водного дефицита. Адаптация растений к этим двум факторам происходит на всех уровнях организации — от молекулярного до биоценотического. Клеточные механизмы приспособления растений к внешней среде исследуются довольно интенсивно (Библь, 1965; Александров, 1975; Alexandrov, 1977; Levitt, 1980, и др.).

При изучении теплоустойчивости клеток используются методы, с помощью которых оценивается ее величина сразу после краткосрочного нагрева, либо методы, в которых тестирование устойчивости производится через длительный срок после температурного воздействия.

Определение теплоустойчивости клеточных функций непосредственно после краткосрочного нагрева практически исключает влияние на ее величину деструктивного последействия высокой температуры и репараторных процессов. Она была названа первичной теплоустойчивостью (Александров, 1975). Первичная терморезистентность зависит от устойчивости белков, осуществляющих функцию.

Когда же в длительном эксперименте определяется общая теплоустойчивость, то во время инкубации прогретых листьев развиваются процессы деструктивного последействия и репарации теплового повреждения, поэтому определение общей теплоустойчивости дает иную информацию об отношении клеток к нагреву по сравнению с тестированием первичной устойчивости.

Соотношению первичной и общей теплоустойчивости клеток при изменениях температуры окружающей среды были посвящены наши исследования (Лютова, Завадская, 1966), кроме того, этот вопрос обсуждается и в других работах (Кислюк и др., 1982).

Устойчивость к нагреву может значительно возрастать при недостаточном обеспечении растений водой. Результаты работ по действию водного дефицита на терморезистентность клеток неоднозначны. По нашим данным (Завадская, Денько, 1966, 1968, 1977; Завадская, Шухтина, 1971, 1974; Завадская, Антропова, 1981), а также по данным Т. В. Фальковой (1969, 1973, 1975), Т. В. Фальковой и Р. В. Галушко (1974), А. Тухтаева (1976, 1977, 1978), теплоустойчивость клеток под влиянием дегидратации как в природе, так и в экспериментальных условиях повышалась только у засухоустойчивых растений. Вместе с тем, по наблюдениям других авторов, в результате потери воды устойчивость к нагреву увеличивается независимо от степени устойчивости растений к засухе (Lange, 1957; Hammouda, Lange, 1962; Kappen, 1966; Bannister, 1970, и др.). Причинами расхождения результатов опытов могут быть так же, как и при изучении температурной акклимации растений, различия объектов и методов исследования.

В задачу нашей работы входили исследование влияния обезвоживания листьев на первичную и общую теплоустойчивость клеток у видов растений, различающихся по устойчивости к засухе, и выяснение причин разногласий в работах, касающихся этого вопроса.

Материал и методика

Были исследованы дикорастущие растения-мезофиты: *Campanula persicifolia* L., *Danaë racemosa* (L.) Moench, *Hedera helix* L., *Tradescantia albiflora* Kunth, *T. fluminensis* Vell. и ксерофит *Ruscus aculeatus* L. Кроме того, были изучены сельскохозяйственные растения *Triticum aestivum* L. — засухоустойчивые сорта Эритроспермум 841 и Цезиум 94 и неустойчивые сорта Диамант и Тулун 70; *Hordeum vulgare* (*H. sativum* Pers.) — засухоустойчивый сорт Краснодарский 2929 и неустойчивый сорт Винер. Семена пшеницы и ячменя были получены во Всесоюзном институте растениеводства. Характеристика сортов дана в «Руководстве по апробации сельскохозяйственных культур» (1947).

Пшеницу и ячмень выращивали до фазы трех листьев в оранжерее в весенне-летний период при естественном освещении и при температуре 20—25 °С. Все определения проводили на втором листе, закончившем рост.

Растения *Campanula persicifolia* росли в открытом грунте на территории Ботанического института АН СССР, остальные виды выращивали в оранжереях. Исследования обоих видов рода *Tradescantia* проводили на закончивших рост листьях (третьих-четвертых от верхушки); у *Hedera helix* использовали закончившие рост листья средней части двулетних побегов; у *Danaë racemosa* и *Ruscus aculeatus* изучали кладодии также средней части побегов.

Дегидратацию отрезанных листьев производили в течение 18 ч при комнатной температуре, естественном освещении и влажности воздуха около 35 %. Потеря воды достигала той максимальной величины, при которой еще не останавливалось движение протоплазмы. У разных видов эта степень дегидратации была различной.

Содержание воды в листьях определяли путем взвешивания до и после высушивания при 105° и выражали в миллиграммах воды на миллиграмм сухого веса.

Для определения первичной теплоустойчивости клеточных функций — движения протоплазмы и способности к плазмолизу — листья разрезали на кусочки размером 4×7 мм, прогревали их в воде при заданной температуре, поддерживаемой с точностью до 0.1°, в течение 5 мин. Последовательные прогревы проводили с интервалом 0.4°. Сразу после прогрева кусочки листьев микроскопировали (об. 90×масляная иммерсия, ап. 1.25, ок. 5×). Мерой теплоустойчивости движения протоплазмы служила минимальная температура, останавливающая движение сферосом во всех клетках прогретого кусочка.

При определении первичной теплоустойчивости способности к плазмолизу прогретые кусочки листьев погружали в 0.5 *М* раствор KNO_3, через 15—20 мин просматривали их под микроскопом. Критерием теплоустойчивости служила минимальная температура нагрева, после которого способность к плазмолизу сохранялась не более чем в 10 клетках просматриваемого кусочка листа.

Параллельно с определениями первичной теплоустойчивости клеточных функций изучали общую теплоустойчивость изолированных листьев. Для этого листья прогревали в полиэтиленовых мешочках в течение 30 мин при заданной температуре. Интервалы между последовательными прогревами были 1—2°. Прогретые листья помещали во влажную камеру на 5—6 сут при комнатной температуре на рассеянном свету (Lange, 1959). У изученных дикорастущих растений к концу этого периода появлялись бурые пятна. У зерновых растений побурения не возникало, но погибшая часть листьев утрачивала тургор и ее легко было отличить от живой части листа, так как в бестургорных участках протоплазма эпидермальных клеток была коагулирована. Оценку погибшей части листьев проводили визуально и выражали в процентах от общей площади листьев, прогретых при каждой температуре. Этот способ оценки используется во всех работах по определению общей устойчивости тканей листа к нагреву или обезвоживанию (Kappen, 1966; Kappen, Lange, 1968; Bannister, 1970, и др.).

Представленные на графиках данные общей теплоустойчивости являются средними из 20 и более измерений для каждой температуры прогрева. Данные, касающиеся первичной теплоустойчивости функций, — средние из 9—18 измерений, их оценивали с помощью *t*-критерия для 95%-го уровня значимости.

Результаты и обсуждение

Результаты измерений первичной теплоустойчивости движения протоплазмы и способности к плазмолизу клеток представлены в таблице. Из нее следует, что в ответ на дегидратацию терморезистентность изученных функций увеличивается у всех засухоустойчивых растений: у сортов пшеницы Эритроспермум 841 и Цезиум 94, у ячменя сорта Краснодарский 2929 и у *Ruscus aculeatus*. При этом устойчивость способности к плазмолизу увеличивалась несколько меньше, чем устойчивость движения протоплазмы. У большинства чувствительных к засухе растений теплоустойчивость движения протоплазмы при дегидратации не изменялась (сорта пшеницы Диамант и Тулун 70, сорт ячменя Винер, *Danaë racemosa*, *Hedera helix*, *Tradescantia albiflora*, *T. fluminensis*), а у *Campanula persicifolia* даже снижалась. Наряду с этим теплоустойчивость способности к плазмолизу *Danaë racemosa* и *Hedera helix* существенно уменьшалась, а у *Campanula persicifolia* оставалась прежней. Таким образом, у не устойчивых к засухе растений в ответ на дегидратацию терморезистентность двух изученных функций — движения протоплазмы и способности к плазмолизу — могут изменяться по-разному.

Результаты исследований общей теплоустойчивости листьев представлены в той же таблице. Здесь показателем теплоустойчивости является температура 30-минутного нагрева, после которого на 6-е сутки оказывается поврежденной 50% площади листьев. Эти данные получены на основании графиков, примеры которых даны на рис. 1 и 2. Сопоставление этих результатов с данными по первичной теплоустойчивости клеточных функций у одних и тех же видов и сортов показывает, что под влиянием обезвоживания общая теплоустойчивость в от-

Первичная и общая теплоустойчивость листьев растений с разной засухоустойчивостью

Вид, сорт	Температура 5-минутного нагрева (°С), вызывающая							Температура 30-минутного нагрева, повреждающего 50% площади листьев, °С		
	остановку движения протоплазмы				подавление способности к плазмолизу					
	оводненные (О)	потеря воды, %	подсушенные (П)	разница в теплоустойчивости между П и О	оводненные (О)	подсушенные (П)	разница в теплоустойчивости между П и О	оводненные (О)	подсушенные (П)	разница в теплоустойчивости между П и О
Пшеница										
Засухоустойчивые сорта										
Эритроспермум 841	44.4	40	46.5	2.1	—	—	—	48.6	46.0	—2.6
Цезиум 94	44.6	35	46.0	1.4	—	—	—	45.8	45.1	—0.7
Неустойчивые к засухе сорта										
Диамант	43.7	41	43.8	0.1 *	—	—	—	45.1	43.5	—1.6
Тулун 70	44.6	35	44.8	0.2 *	—	—	—	45.1	42.4	—2.7
Ячмень										
Засухоустойчивый сорт										
Краснодарский 2929	42.9	30	44.6	1.7	59.0	60.4	1.4	44.2	45.6	1.4
Неустойчивый к засухе сорт										
Винер	43.0	35	43.2	0.2 *	59.0	59.0	0	44.0	42.3	—1.7
Засухоустойчивый вид										
Ruscus aculeatus	44.0	29	46.0	2.0	58.6	60.1	1.5	53.9	51.9	—2.0
Неустойчивые к засухе виды										
Campanula persicifolia	44.4	24	43.3	—1.1	59.4	59.3	—0.1 *	47.8	47.1	—0.7
Danaë racemosa	46.1	30	46.1	0 *	58.8	56.7	—1.9	52.6	49.8	—2.8
Hedera helix	42.6	26	42.6	0 *	59.6	58.4	—1.2	51.4	52.4	1.0
Tradescantia albiflora	45.0	38	44.7	—0.3 *	—	—	—	50.7	49.5	—1.2
T. fluminensis	46.3	35	45.8	—0.5 *	—	—	—	49.0	50.0	1.0

* Разница между П и О статистически недостоверна.

личие от первичной возрастала среди засухоустойчивых растений лишь у ячменя сорта Краснодарский 2929. У остальных устойчивых к засухе растений общая теплоустойчивость снижалась (сорта пшеницы Эритроспермум 841 и Цезиум 94, *Ruscus aculeatus*). Вместе с тем общая теплоустойчивость увеличивалась у мезофитов *Hedera helix* и *Tradescantia fluminensis*, у другого вида — *T. albiflora*, который относится также к мезофитам, устойчивость к нагреву снижалась.

На рис. 1 и 2 данные по общей теплоустойчивости представлены в графическом изображении. Из рис. 1, *а* и *б* следует, что после тестирующего нагрева листьев пшеницы в обезвоженном состоянии площадь погибшей части была больше, чем у листьев, гретых в оводненном состоянии, как у неустойчивых, так и у стойких к засухе сортов. У ячменя, однако, в ответ на подсушивание общая теплоустойчивость листьев засухоустойчивого сорта возрастала, а чувствительного к засухе сорта снизилась (рис. 1, *в* и *г*). У дикорастущих видов изменения общей теплоустойчивости в ответ на дегидратацию были неоднозначны. Как видно из рис. 2, *а*, подсушенные листья засухоустойчивого вида *Ruscus aculeatus* плохо переносят инкубацию во влажной камере и теплоустойчивость их в ответ

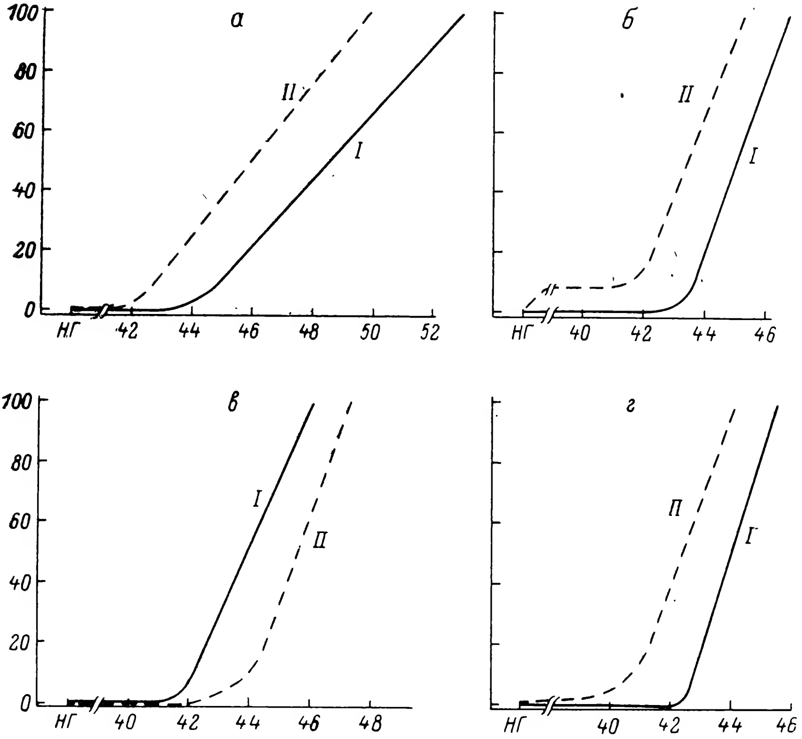


Рис. 1. Теплоустойчивость изолированных оводненных (*I*) и обезвоженных (*II*) листьев пшеницы и ячменя, регистрируемая через 6 сут после 30-минутного нагрева.

По оси абсцисс — температура 30-минутного нагрева; *по оси ординат* — поврежденная площадь листьев (в процентах от общей); *нг* — без нагрева. *а* — пшеница сорта Эритроспермум 841, *б* — сорта Диамант; *в* — ячмень сорта Краснодарский 2929, *г* — сорта Винер.

на обезвоживание снижается. Вместе с тем у мезофита *Hedera helix* (рис. 2, *б*) теплоустойчивость обезвоженных листьев заметно возросла.

Таким образом, результаты наших опытов показывают, что при изучении влияния дегидратации на терморезистентность различающихся по устойчивости к засухе растений можно придти к неоднозначным выводам в зависимости от примененных методов определения теплоустойчивости.

Изучению влияния дегидратации на первичную и общую теплоустойчивость посвящена лишь одна работа (Kappen, Lange, 1968), выполненная на дикорастущем растении из группы мезофитов *Commelina africana*; сравнения с ксерофитами в этом аспекте авторы не проводили. Показано, что теплоустойчивость функции движения протоплазмы клеток листьев *C. africana* в ответ на дегидратацию не возрастает, а общая теплоустойчивость, хотя и незначительно, но увеличивается. Причины обнаруженного явления авторы не обсуждают.

Анализ литературных данных по влиянию обезвоживания на теплоустойчивость клеток показал, что в тех случаях, когда терморезистентность клеточных функций оценивалась сразу после прогрева, как правило, отмечалось ее увеличение только у засухоустойчивых растений. Этот эффект не зависел от того, какая клеточная функция изучалась: движение протоплазмы (Завадская, Денько, 1966, 1977; Завадская, Шухтина, 1971, 1974; Завадская, Антропова, 1981; Фалькова, 1969, 1975; Фалькова, Галушко, 1974), способность к плазмолизу (Завадская, Денько, 1968; Завадская, Антропова, 1983; Тухтаев, 1976, 1977, 1978) или проницаемость мембран по выходу электролитов (Sullivan, Eastin, 1974; Blum, Ebercon, 1981).

Иные результаты получались, если теплоустойчивость клеток изолированных листьев регистрировали через длительный срок после прогрева. В опытах M. Hammouda и O. Lange (1962) у неустойчивых к засухе видов *C. africana* и *Hedera helix* при обезвоживании отрезанных листьев общая теплоустойчивость повышалась. Аналогичные результаты получил на папоротниках L. Kappen

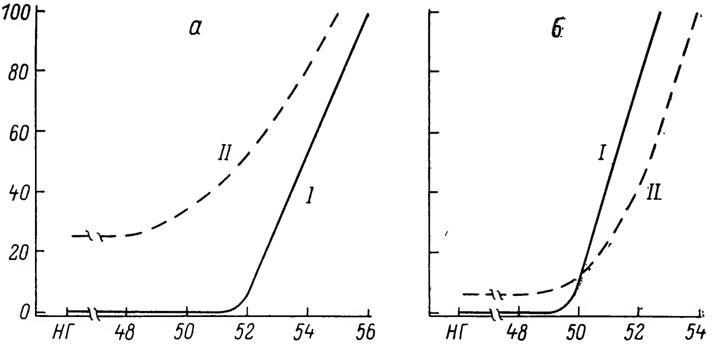


Рис. 2. Теплоустойчивость изолированных листьев оводненных (*I*) и обезвоженных (*II*) дикорастущих растений, регистрируемая через 6 сут после 30-минутного нагрева.

Обозначения на осях абсцисс и ординат те же, что на рис. 1. *а* — *Ruscus aculeatus*, *б* — *Hedera helix*.

(1966). По наблюдениям M. Nörr (1974), у одних видов мхов общая теплоустойчивость при подсушивании возрастала, у других — не изменялась. В природных условиях изменения общей теплоустойчивости и засухоустойчивости в течение года совпадали также не у всех изученных видов.

Наряду с этим в литературе имеются данные о том, что общая теплоустойчивость при дегидратации возрастает только у засухоустойчивых растений. В этих работах засухе и нагреву подвергали целые растения; оценку повреждения растений проводили через несколько недель после нагрева, в течение которых растения находились при нормальных условиях увлажнения и при температуре 20—25°. Такие результаты получены на 4 видах дикорастущих растений (Julander, 1945) и на 5 сортах пшеницы (Singh, Laude, 1958).

Данные опытов, проведенных на целых растениях, свидетельствуют в пользу того, что при необходимости оценки влияния дегидратации на общую теплоустойчивость следует использовать интактные растения. Очевидно, при длительной инкубации отделенных листьев некоторых видов растений, испытавших обезвоживание, могут доминировать в силу каких-то пока не выясненных причин деструктивное последействие, а у других видов — репараторные процессы. Как показали наши опыты, у засухоустойчивых растений *Ruscus aculeatus* в период инкубации во влажной камере после дегидратации листья повреждаются даже в том случае, если они не подвергались нагреву (рис. 2, *а*). Так же повреждаются во время выдерживания во влажной камере подвергавшиеся подсушиванию изолированные листья неустойчивого к засухе сорта пшеницы Тулун 70. Причина этого пока не ясна. Очевидно, что эти особенности листьев могут повлиять на результаты исследований по общей теплоустойчивости.

В отличие от этого при краткосрочных определениях первичной теплоустойчивости клеточных функций (движение протоплазмы, способность к плазмолизу), устойчивость которых зависит от терморезистентности белков, ответственных за их осуществление, повышение стойкости к нагреву происходит лишь у засухоустойчивых растений. Прямых исследований теплоустойчивости белков, выделенных из подсушенных листьев устойчивых и неустойчивых к засухе растений, нет. Однако мы в своих опытах (Завадская, Антропова, 1981) наблюдали увеличение теплоустойчивости хлорофиллазы-гидролазы при дегидратации листьев засухоустойчивого сорта пшеницы Эритроспермум 841, а у неустойчивого сорта Диамант этого не отмечали. Наши данные, к сожалению, косвенные, так как о работе фермента судили по количеству хлорофилла, оставшегося в листьях после прогрева при разных температурах.

На ячмене мы наблюдали увеличение теплоустойчивости дегидрогеназ (тетразолиевый тест) после дегидратации также лишь у засухоустойчивого сорта Краснодарский 2929 (Завадская, Антропова, 1983). Таким образом, более высокая терморезистентность внутриклеточных белков у засухоустойчивых видов в обезвоженном состоянии может не сказаться на результате определения общей теплоустойчивости из-за развивающихся процессов деструктивного последействия в период инкубации листьев после тестирующего нагрева.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. М.: Мир, 1965. 463 с. — *Завадская И. Г., Антропова Т. А.* Влияние обезвоживания листьев некоторых сельскохозяйственных растений на теплоустойчивость клеток и содержание хлорофилла. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 42—51. — *Завадская И. Г., Антропова Т. А.* Цитофизиологические реакции на обезвоживание устойчивого и чувствительного к засухе сортов ячменя *Hordeum sativum* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 625—631. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 5, с. 696—705. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* О влиянии недостаточного водоснабжения на устойчивость клеток листьев некоторых памирских растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 6, с. 795—805. — *Завадская И. Г., Денько Е. И.* Устойчивость клеток листьев растений Западного Памира, произрастающих на сухих и влажных почвах, к повреждающим факторам. — В кн.: Пробл. бот., т. 13. Баку, ЭЛМ, 1977, с. 184—187. — *Завадская И. Г., Шухтина Г. Г.* Влияние комбинированного действия обезвоживания и супероптимальных температур на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя. — Цитология, 1971, т. 13, № 10, с. 1304—1307. — *Завадская И. Г., Шухтина Г. Г.* Влияние дегидратации и высокой температуры на теплоустойчивость клеток листа засухоустойчивого сорта ячменя. — Цитология, 1974, т. 16, № 8, с. 950—955. — *Кислюк И. М., Александров В. Я., Шухтина Г. Г.* Модификационные адаптации к температуре среды различных клеточных функций водорослей и высших растений. — Цитология, 1982, т. 24, № 4, с. 418—429. — *Лютова М. И., Завадская И. Г.* Влияние длительности содержания растений при разной температуре на теплоустойчивость клеток. — Цитология, 1966, т. 8, № 4, с. 484—493. — *Руководство* по апробации сельскохозяйственных культур. Т. 1. Зерновые культуры. М.: Сельхозгиз, 1947. 639 с. — *Тухтаев А. С.* Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых ксерофитов в условиях культуры на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1976, № 5, с. 64—65. — *Тухтаев А. С.* Теплоустойчивость клеток растений различных экологических групп, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. — В кн.: Вопросы ботанических исследований в Узбекистане. Ташкент.: Фан, 1977, с. 172—174. — *Тухтаев А. С.* О теплоустойчивости клеток некоторых мезофитов и ксерофитов, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1978, № 2, с. 102—105. — *Фалькова Т. В.* Влияние температуры среды и водного дефицита листьев на протоплазматическую теплоустойчивость некоторых видов семейства жимолостных. — Бюл. Никит. бот. сада, 1969, вып. 4, с. 83—88. — *Фалькова Т. В.* Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 10, с. 1424—1438. — *Фалькова Т. В.* Тепловая закалка клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. — Экология, 1975, № 1, с. 90—98. — *Фалькова Т. В., Галушко Р. В.* Сезонные изменения протоплазматической теплоустойчивости *Daphne laureola* L. на Южном берегу Крыма. — Экология, 1974, № 6, с. 10—15. — *Alexandrov V. Ya.* Cells, molecules and temperature. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1977. 330 S. — *Bannister P.* The annual course of drought and heat resistance in heath plants from an oceanic environment. — Flora, 1970, Bd 159, Hf 1—2, S. 105—123. — *Blum A., Ebercon A.* Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. — Crop Sci., 1981, vol. 21, № 1, p. 43—47. — *Hammouda M., Lange O. L.* Zur Hitzeresistenz der Blätter höherer Pflanzen in Abhängigkeit von ihrem Wassergehalt. — Naturwis., 1962, Bd 49, Hf 21, S. 1—2. — *Julander O.* Drought resistance in range and pasture plants. — Plant Physiol., Lancaster, 1945, vol. 20, № 4, p. 573—599. — *Kappen L.* Der Einfluss des Wassergehaltes auf die Widerstandsfähigkeit von Pflanzen gegen über hohen und tiefen Temperaturen untersucht an Blättern einiger Farne und von *Ramonda myconi*. — Flora, Abt. B, 1966, Bd 156, Hf 4, S. 427—445. — *Kappen L., Lange O. L.* Die Hitzeresistenz angetrockneter Blätter von *Commelina africana* — ein Vergleich zwischen zwei Untersuchungsmethoden. — Protoplasma, 1968, Bd 65, S. 119—132. — *Lange O. L.* Hitzeresistenz und Blattemperaturen mauretanischer Wüstenpflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1957, Bd 70, Hf 1, S. 31—32. — *Lange O. L.* Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. — Flora, 1959, Bd 147, Hf 5, S. 595—651. — *Levitt J.* Responses of plants to environmental stresses. New York—London: Acad. Press, 1980, vol. 2, 607 p. — *Nörr M.* Trockenresistenz bei Moosen. — Flora, 1974, Bd 63, № 5, S. 371—387. — *Singh A. S., Laude H. H.* Tests of drought and heat hardiness of winter wheat. — Agron. J., 1958, vol. 50, № 2, p. 78—81. — *Sullivan Ch., Eastin J. D.* Plant physiological responses to water stress. — Agric. Meteorol., 1974, vol. 14, № 1—2, p. 113—127.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 X 1982

УДК (576.3+005) (57)

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*BRASSICACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. A CYTOTAXONOMICAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *BRASSICACEAE* IN NORTHERN ASIA

Излагаются результаты исследования чисел хромосом у 52 видов сем. *Brassicaceae*. Приводятся новые числа хромосом для 6 видов. Впервые публикуются данные о числе хромосом у *Arabis stelleri* — 2n=32, *D. cinerea* ssp. *brachysiliqua* — 2n=32, *Draba glacialis* — 2n=16, *D. villosula* — 2n=16, *Erysimum amurense* — 2n=12.

В течение ряда лет авторы проводили кариологическое и таксономическое изучение видов сем. *Brassicaceae* из арктических и субарктических районов Северной Азии. Результаты этих исследований частично были опубликованы, и в настоящем сообщении представлены материалы, обработанные в последнее время. Бо́льшая часть изученных образцов была собрана на территории Чукотского автономного округа и лишь небольшое число — на Таймыре, на Камчатке и в ряде пунктов Охотского побережья. В большинстве случаев подсчет числа хромосом проводили на фиксированном материале, полученном при проращивании семян, взятых из гербарных образцов. Некоторую часть материала фиксировали непосредственно во время полевых работ при сборе гербария. Все гербарные образцы исследованных растений и постоянные препараты хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР с нумерацией, приведенной в таблице.

Среди новых определений заслуживают внимательного рассмотрения случаи выявления не известных ранее хромосомных чисел. Так, в проростках семян, взятых из образца *Braya purpurascens*, собранного на о. Бегичева, было обнаружено 2n=56 и 2n=48, что может указывать на апомиктическую репродукцию во втором случае. Заслуживает внимания и тот факт, что образец № 72-33 *B. aenea* ssp. *pseudoaenea*, избранный в качестве типа подвида, оказался тетраплоидным, в то время как большинство растений, относящихся к этому таксону и собранных в том же районе, являются октоплоидами. Следует, однако, отметить, что тетраплоидные растения *B. aenea* ssp. *pseudoaenea* встречаются в других районах, в частности на о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

На Восточной Чукотке выявлены две кариологические расы у *Cardamine hyperborea* — тетраплоидная с 2n=28 и гексаплоидная с 2n=42. Внешне растения обеих рас не отличаются. Аналогичная ситуация была отмечена нами ранее у близкородственного вида *C. digitata* на о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

Необычно большая разница в числе хромосом отмечена у чукотских растений *Draba barbata*. Наряду с тетраплоидным образцом трижды были отмечены высокополиплоидные растения с числом хромосом более 90 и даже более 120. Совершенно очевидна необходимость дальнейшего кариосистематического исследования этого вида, который, возможно, представляет собой аггрегатный таксон, объединяющий несколько хромосомных рас.

Впервые у *Draba cinerea* выявлены растения с 2n=56 и 2n=64, а у *D. cinerea* ssp. *brachysiliqua* — 2n=32. Примечательно, что 64-хромосомные растения *D. cinerea* во многом сходны с 32-хромосомной расой и отличаются от последней лишь формой плодов и меньшими размерами звездчатых волосков на листьях. Несомненно, что кариологическая дифференциация в популяциях *D. cinerea* также заслуживает тщательного изучения.

У *Draba fladnizensis* при многократных определениях выявили только диплоидные растения с 2n=16 (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; A. Löve, D. Löve, 1975). Мы дважды обнаружили тетраплоидные растения этого вида. Растение из Анюйского нагорья по всем показателям является типичным *D. fladnizensis*, а образец, собранный в окрестностях Таймырского озера, по некоторым признакам напоминает *D. pseudopilosa*.

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.		
SH-71-2000	16	Колымское нагорье, пос. Сусуман
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch.		
SH-74-488	16	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
A. tschuktschorum (Jurtz.) Jurtz.		
SH-72-49	16	» » р. Путукунейвеем
Arabis kamtschatica (Fisch.) Ledeb.		
72-144	32	» » гора Гильмимлиней
SH-76-67	32	» » пос. Янракыннот
SH-72-207	32	» » р. Гетлянен
SH-73-99	32	Камчатка, Авачинская сопка
SH-73-102	32	» Холокторский пляж
SH-71-437	32	Охотское побережье, п-ов Кони
SH-72-371	32	Г. Магадан, окрестности
SH-72-731	32	То же
S-72-1351	32	» »
A. septentrionales N. Busch		
SH-80-602	16	Анюйское нагорье, р. Верхний Пувтувеем
A. stelleri DC. SH-73-100	32 *	Г. Петропавловск-Камчатский
A. turczaninowii Ledeb. SH-60-58/1	14	Вост. Якутия, р. Эльга
A. umbrosa Turcz. SH-72-208	16	Анюйское нагорье, р. Медвежка
S-80-2147	16	» » оз. Илирней
SH-78-102	16	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
SH-81-55	16	» » пос. Утёсики
SH-72-04	16	Г. Магадан, окрестности
SH-76-70	16	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
Braya aenea Bunge ssp. *pseudoaenea* Petrovsky SH-72-33	28	То же
SH-72-11	56	» »
SH-76-73	56	» »
SH-76-79	56	» »
SH-70-09	56	» » р. Утавеем
SH-71-442	56	» » пос. Инчоун
72-217	56	» » р. Чегитунь
B. humilis (C. A. Mey.) Robins.		
SH-72-200	42	То же
SH-74-2009	42	Колымское нагорье, пос. Гипсовый
B. pilosa Hook. SH-71-447	28	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
SH-70-83	28	О. Врангеля, урочище Перкаткун
B. purpurascens (R. Br.) Bunge		
SH-70-08	56	» » р. Хищников
SH-71-443	56	Вост. Чукотка, пос. Уэлен
SH-72-732	48, 56	Таймыр, о. Бегичева
SH-72-717	56	То же
B. siliquosa Bunge		
SH-64-35	42	Забайкалье, Баргузинский хребет
SH-64-37	42	То же
SH-64-43	42	» »
Cardamine bellidifolia L.		
SH-76-86	16	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
S-76-1712	16	» » пос. Энурмино
C. digitata Richards. 72-29	28	» » пос. Лаврентия
74-686	28	То же
72-220	28	» » р. Чегитунь
72-238	28	То же
C. hyperborea O. E. Schulz 72-109	28	» » р. Гильмимливеем
72-30T	28	То же
72-103	42	» »
72-38	42	» » пос. Лаврентия
C. victoris N. Busch 77-213	28	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.		
SH-70-91	14	Вост. Чукотка, пос. Энмелен
SH-76-59	14	» » о. Аракамчечен
SH-76-62	14	То же
SH-76-63	14	» »
C. groenlandica L.		
SH-76-65	14	» »
SH-76-60	14	» » пос. Янракыннот
69-49Pl	14	» » о. Колючин
65-118	14	О. Врангеля, бухта Сомнительная

* Для данного вида число хромосом публикуется впервые.

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz SH-72-501	14	Вост. Чукотка, о. Итыгран
SH-72-502	14	» » р. Чегитунь
Draba alpina L. S-70-983	64	О. Врангеля, р. Мамонтовая
D. arctogena (Ekman) Ekman S-67-02	48	» бухта Сомнительная
SH-71-431	48	То же
SH-71-482	48	» »
SH-71-483	48	» »
SH-75-106	48	Зап. Чукотка, р. Раучуа — устье
D. barbata Pohle SH-71-301	32	Вост. Чукотка, пос. Инчоун
SH-72-30	>90	» » р. Гетлянен
SH-65-160	>100	О. Врангеля, гора Тундровая
SH-72-32	>120	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
D. borealis DC. SH-72-27	64	То же
D. cinerea Adam SH-67-43	48	» » р. Эргувеем
SH-74-88	48	Сев.-вост. Якутия, р. Шандрин
SH-75-11A	48	» » Нерское нагорье
SH-68-10	48	Зап. Чукотка, о. Айон
SH-68-16	48	То же
SH-76-1690	48	Анюйское нагорье, гора Сигнал
SH-71-453	48	О. Врангеля, бухта Сомнительная
S-70-976	56	То же
SH-77-50	64	Зап. Чукотка, р. Канеливеем
D. cinerea ssp. *brachysiliqua* Böcher		
SH-75-14A	32 *	Сев.-вост. Якутия, хр. Улахан-Чистай
D. fladnizensis Wulf.		
SH-80-502	16	Анюйское нагорье, р. Быстрянка
SH-75-107	32	» » р. Каменушка
SH-78-431	32	Таймырское озеро, р. Бикада
D. glacialis Adam		
SH-78-407	16 *	То же
D. groenlandica Ekman		
65-114	64	О. Врангеля, гора Тундровая
SH-71-01B	64	» бухта Сомнительная
SH-71-313	64	То же
SH-72-723M	64	Хатангский залив, о. Бегичева
SH-73-1028	64	» » пос. Нордвик
D. hirta L. SH-75-OOR	64	Сев.-вост. Якутия, р. Тирехтях
65-205	64	О. Врангеля, бухта Сомнительная
SH-72-26	64	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
SH-80-507	64	Анюйское нагорье, р. Тытлиутин
D. juvenilis Kom. SH-67-43	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
SH-69-86	48	» » пос. Лаврентия
SH-76-13K	48	» » пос. Янракыннот
SH-74-221	48	Южн. Чукотка, пос. Шахтерский
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch		
SH-78-06	16	» » р. Ильмынейвеем
SH-78-07	16	То же
SH-79-10	16	» » хр. Пекульней
SH-80-501	16	Анюйское нагорье, оз. Илирней
D. lactea Adam SH-71-305	48	Вост. Чукотка, пос. Инчоун
SH-70-722	48	О. Врангеля, бухта Сомнительная
D. lonchocarpa Rydb. SH-71-459B	16	То же
D. macrocarpa Adam. Schmalh. S-70-979	≈80	» »
SH-71-307	>100	Вост. Чукотка, пос. Уэлен
SH-70-469	135	О. Врангеля, р. Хищников
D. nivalis Liljebl. 64-289	16	» гора Тундровая
SH-71-737	16	» бухта Сомнительная
SH-80-20	16	Чукотское нагорье, р. Паляваам
SH-76-11	16	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
SH-76-18	16	То же
SH-76-24	16	» » р. Гетлянен
SH-78-04	16	Южн. Чукотка, Ушканьи горы
SH-78-08	16	То же
D. oblongata R. Br. ssp. *minuta* Petrovsky		
SH-71-425	48	О. Врангеля, бухта Сомнительная
SH-71-463	48	То же
SH-79-05	48	» »

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Draba palanderana Kjellm. 65-206	32	О. Врангеля, бухта Сомнительная
D. parvisiliquosa Tolm. S-68-16	48	Зап. Чукотка, о. Айон
SH-78-404	48	Таймырское озеро, р. Бикада
D. pauciflora R. Br. S-71-1161	32	О. Врангеля, бухта Сомнительная
SH-70-72	32	» бухта Роджерс
D. pseudopilosa Pohle 67-04Cr	32	Чукотское нагорье, хр. Искатень
SH-80-16	48	То же
SH-80-21	48	» »
SH-74-212	48	Анюйское нагорье, гора Дуга
SH-80-506	48	» » р. Тытлиутин
65-204	48	О. Врангеля, бухта Сомнительная
SH-71-457	48	» р. Неизвестная
67-36Cr	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
67-46Cr	48	То же
D. stenopetala Trautv. SH-78-107	64	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
D. subcapitata Simm. 65-217	16	О. Врангеля, бухта Сомнительная
D. villosula Tolm. SH-72-727	16 *	Г. Магадан, окрестности
Ermania parryoides (Cham.) Botsch. SH-70-11	12	Вост. Чукотка, пос. Энмелен
S-68-702	24	Центр. Чукотка, р. Комариная
S-76-1689	24	Анюйское нагорье, пос. Билибино
SH-73-98	24	Камчатка, Авачинская сопка
Erysimum amurense Kitag. SH-74-2006	12 *	Колымское нагорье, пос. Чмыррах
E. cheiranthoides L. SH-75-228	16	Анюйское нагорье, р. Каменушка
E. pallassi (Pursh) Fern. SH-74-2005	24	Колымское нагорье, прииск им. Лазо
S-75-1618	36	Анюйское нагорье, пос. Погындено
Eutrema edwardsii R. Br. SH-76-1003	28	» » р. Тополёвка 1-я
S-80-2162	28	» »
S-79-2067	42	Ямал, мыс Каменный
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats. SH-74-2008	60	Колымское нагорье, р. Таскан
72-225	60	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
SH-78-115	60	» » пос. Янракыннот
SH-72-600	60	» » р. Лорэн
Neuroloma nudicaule (L.) DC. Botsch. 72-03	28	» » пос. Лаврентия
72-35	28	» » »
72-101	28	» » р. Гильмимливеем
72-237	28	» » р. Чегитунь
Smelowskia alba (Pall.) Regel SH-74-2002	12	Охотское побережье, пос. Аян
S. porsildii (Drury et Rollins) Jurtz. SH-72-24K	18	Вост. Чукотка, р. Гытхыт
SH-72-26K	32	» » пос. Ванкарем
S-73-1365	32	» » р. Курупка

Среди растений весьма полиморфного вида *Draba pseudopilosa* отмечены как тетраплоидные (с 2n=32), так и гексаплоидные образцы (2n=48), причем последние заметно преобладают в большинстве районов Чукотки. Характерно, что исследованные нами тетраплоидные растения из разных популяций заметно отличаются друг от друга по одному или нескольким морфологическим признакам, и в то же время каждый из тетраплоидных образцов имеет полных аналогов среди гексаплоидных растений.

Новые числа хромосом, обнаруженные у чукотских растений *Smelowskia porsildii*, указывают на значительную кариологическую неоднородность популяций этого амфиберингийского вида. Причины этой неоднородности остаются невыясненными.

Нам представляется, что последующее таксономическое изучение таких видов, как *Braya aenea*, *Cardamine hyperborea*, *Draba barbata*, *D. cinerea*, *D. hirta*, *D. lactea*, *D. macrocarpa* и многих других арктических представителей сем. *Brassicaceae*, будет неизбежно связано с выявлением кариологических рас, их распространения и эколого-морфологических особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В., Жукова П. Г. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. Vaduz, 1975. 598 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 V 1983.

УДК (611.611+581.47) : 582.912.46

Бот. журн., т. 69, № 2

Г. В. Тяк

ФОРМИРОВАНИЕ ПОЧЕК И ПЛОДОНОШЕНИЕ *VACCINIUM MYRTILLUS (VACCINIACEAE)*

G. V. Tiak. BUD FORMATION AND FRUITING IN *VACCINIUM MYRTILLUS (VACCINIACEAE)*

Рассматриваются результаты наблюдений за формированием почек черники в сосняке чернично-сфагновом (1978—1982 гг.). Установлена зависимость развития почек от погодных условий вегетационного периода. Показана связь формирования почек с фенологическим развитием и ростом побегов.

В настоящее время большое внимание уделяется вопросам плодоношения и прогнозирования урожая дикорастущих ягодников сем. *Vacciniaceae* (Скрябина, 1971; Колупаева, 1972; Раус, 1972; Раус, Фортунатов, 1979; Саутин, Арещенко, 1975; Черкасов, 1975; Черкасов и др., 1981). В данных работах рассматриваются вопросы прогнозирования урожая за год до плодоношения путем подсчета репродуктивных почек на учетных площадках ягодника и анализа погодных условий в период заложения этих почек. Динамике процесса дифференциации репродуктивных почек в этих работах не уделяли внимания. Между тем исследование этого процесса имеет непосредственное отношение к прогнозированию урожая, так как позволяет раскрыть основные этапы развития побега и репродуктивных органов и их зависимость от внешних условий.

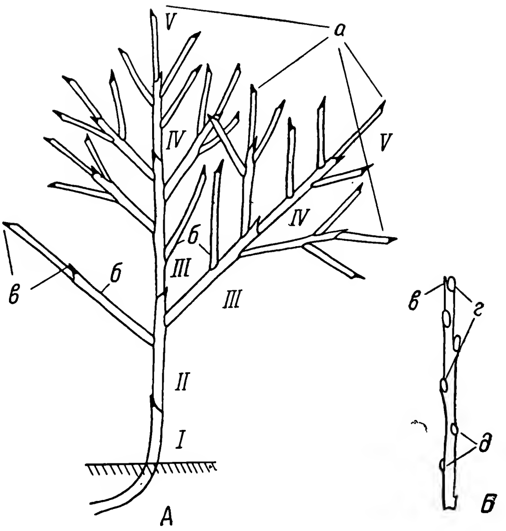
Мы изучали формирование почек черники в течение вегетационных периодов 1978—1982 гг. в разных растительных формациях. Данная статья посвящена исследованиям, которые проведены в сосняке чернично-сфагновом Судиславского лесхоза Костромской обл. Почки черники отбирали с мая по сентябрь и исследовали под микроскопом МБС-9. Осенью выделяли модельные кусты черники в возрасте от 4 до 10 лет по методике И. В. Жуйковой (1972) и в лабораторных условиях подсчитывали число почек и цветков в них на каждом побеге модельного куста. Ежегодно на пробной площади в период созревания ягод проводили учеты фактического урожая путем закладки 50 площадок 1×1 м. Потенциальный урожай слагался из фактического урожая плодов и погибших в течение вегетационного периода репродуктивных органов, которые учитывали с момента бутонизации на четырех постоянных площадках 1×1 м. Потери цветков зимой и ранней весной при набухании и раскрывании почек не учитывали.

С момента заложения зачатка цветка до полного созревания плодов у черники проходит около 14 месяцев, т. е. формирование урожая распределяется на два вегетационных периода. В первый вегетационный период происходит заложение цветков в почках возобновления, а во второй — цветение, оплодотворение, формирование и созревание плодов.

Большое внимание уделяется изучению формирования урожая во второй вегетационный период; формирование почек и заложение цветков у нее изучены слабее. В литературе имеются данные лишь о начале заложения цветков в почках (Серебряков, Галицкая, 1952; Торопова, Черкасов, 1973).

Рис. 1. Схема ветвления куста *Vaccinium myrtillus*.

А — 5-летний парциальный куст, *Б* — годичный побег. *I—V* — порядок ветвления побегов: *а* — побеги из верхних почек; *б* — побеги из спящих почек; *в* — рубец от опавшей верхушки развивающегося годичного побега; *г* — смешанные или вегетативные почки, из которых развиваются репродуктивные или вегетативные побеги; *д* — почки, остающиеся спящими.



Для черники характерно симподиальное ветвление побега, возникающее вследствие отмирания верхней его части (несколько междоузлий и верхушечная почка). На следующий год вместо отмершей верхушечной почки развивается ближайшая к верхушке боковая. Таким образом оси куста нарастают за счет побегов повышающихся порядков ветвления (рис. 1, *А*).

Побегу черники свойственны 3 типа почек: вегетативные, из которых развиваются вегетативные побеги, смешанные, несущие побег с листьями и цветками, и спящие, не развивающиеся в текущем вегетационном периоде. Молодые особи несут на побегах только вегетативные и спящие почки. С переходом растения к репродукции почти все верхние почки годичного побега — смешанные (рис. 1, *Б*).

Развитие смешанной почки начинается с появления меристематического бугорка в пазухе листа набухающей материнской почки (рис. 2, *1*); затем на апексе формируются две пары зачатков покровных чешуй. Они образуются во время бутонизации черники (рис. 2, *2*). Первый листовой зачаток закладывается во время цветения (рис. 2, *3*), а дальнейшее формирование листьев продолжается и в период завязывания и созревания плодов. Заложение цветков в смешанных почках начинается после образования третьего листового зачатка (рис. 2, *4*) и протекает одновременно с дальнейшим формированием листьев.

Первые бугорки цветков закладываются в пазухе нижнего листа верхней почки в первой декаде июня, а затем в пазухе следующего листа (рис. 2, *5*). Во второй декаде начинается дифференциация цветков: образуются бугорки чашечки, затем венчика. Одновременно закладываются цветки в нижерасположенных почках. С середины июня начинается заложение тычинок и пестика (рис. 2, *6*). Формирование чешуй и 3—4 листовых зачатков в почке совпадает с интенсивным ростом материнского побега. Затем рост побега замедляется и к моменту заложения цветков прекращается.

Пятилетними наблюдениями установлено, что сроки заложения и скорость формирования почки в значительной степени зависят от погодных условий вегетационного периода (см. таблицу).

В 1978 г. отмечено раннее (в апреле) набухание почек, но похолодание в первой декаде мая отодвинуло заложение дочерних почек до 18 мая. Положительная температура в апреле и мае в 1980 и 1982 гг. вызвала более раннее заложе-

Формирование почек возобновления в 1978—1982 гг.

Год наблюдений	Дата заложения			Дата дифференциации тычинок и пестика
	меристематического бугорка почки	первого листового зачатка	цветка	
1978	18 V	6 VI	10 VI	—
1979	10 V	21 V	30 V	18 VI
1980	7 V	24 V	9 VI	22 VI
1981	13 V	24 V	3 VI	18 VI
1982	3 V	14 V	10 VI	2 VII

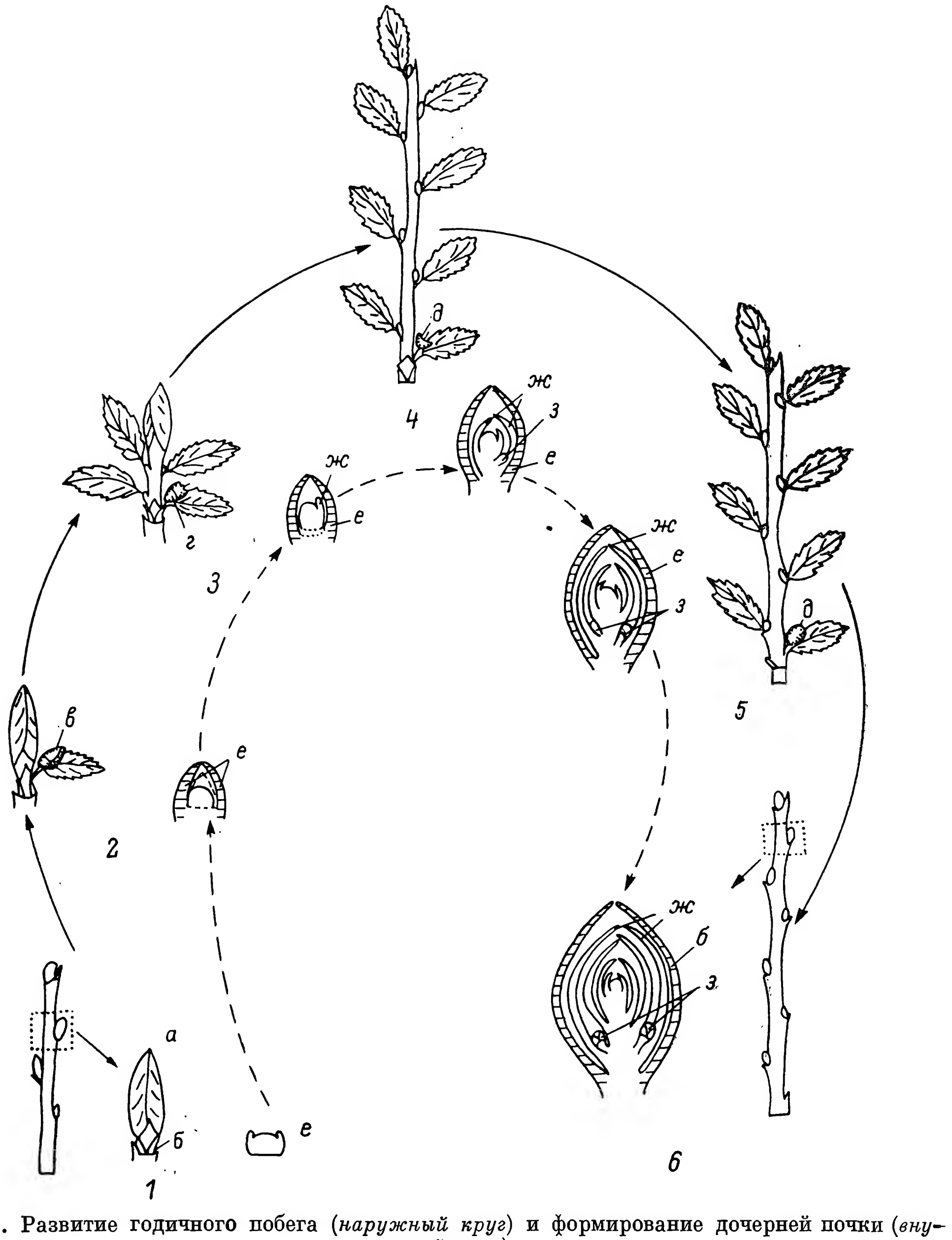


Рис. 2. Развитие годичного побега (*наружный круг*) и формирование дочерней почки (*внутренний круг*).

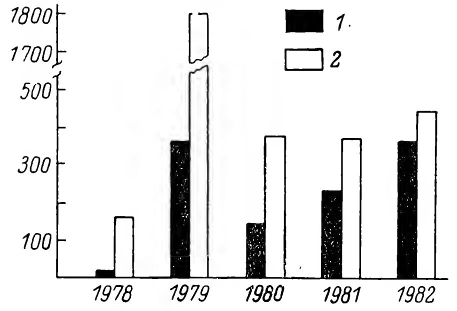
1 — освобождение листьев из чешуй, заложение дочерней почки в пазухе нижнего листа растущего годичного побега и формирование первой пары чешуй; *2* — бутонизация на годичном побеге, формирование второй пары чешуй дочерней почки; *3* — цветение годичного побега, образование первого листового зачатка в дочерней почке; *4* — формирование плодов на годичном побеге, заложение меристематического бугорка цветка в дочерней почке; *5* — созревание плодов на годичном побеге, формирование новых листовых зачатков и дифференциация цветков в дочерней почке; *6* — листопад; дочерняя почка сформирована: *а* — листья, *б* — чешуи, *в* — бутон, *г* — цветок, *д* — плод, *е* — зачатки чешуй, *ж* — зачатки листьев, *з* — зачатки цветков.

ние почек — 3—7 мая, но в дальнейшем погодные условия этих вегетационных периодов не способствовали ускоренному формированию почек возобновления. В 1979 и 1981 гг. заложение почек отмечено позднее — 10—13 мая, но в дальнейшем повышение температуры ускорило заложение листовых зачатков, что в свою очередь привело к ускорению заложения цветков. Меристематические бугорки цветков отмечены в 1978—1979 и 1981 гг. на 20—24-й дни с начала заложения почки, а в 1980 и 1982 гг. — на 33—37-й дни.

Низкая температура растягивает дифференциацию репродуктивных зачатков. Период от заложения цветков до дифференциации тычинок и пестика

Рис. 3. Урожай черники в сосняке чернично-сфагновом в 1978—1982 гг. (кг/га):

1 — фактический, *2* — потенциальный.



при температурах 14.2—17.6 °С составил в 1979—1981 гг. 15—17 дней, а в 1982 г. при температуре 12.2° — 23 дня. Формирование меристематических бугорков почек начинается при сумме положительных температур 146—193, а заложение в них листьев — 290—400 °С. Заложение меристематических бугорков цветков происходит при сумме положительных температур 472—556, а дифференциация тычинок и пестика — 705—846 °С.

По-видимому, температура около 15 °С и выше способствует успешному заложению и развитию репродуктивных зачатков, более же низкая температура отодвигает этот процесс и приводит к тому, что к осени часть цветков бывает сформирована не полностью (цветки находятся в начальной стадии дифференциации или представлены только меристематическими бугорками). Так, например, в 1982 г. на 4-летнем парциальном кусте из 36 цветочных зачатков к осени развитыми были 21 (11 еще находились в разной степени дифференциации); на 6-летнем кусте из 46 цветков 34 были сформированы полностью, а на парциальном кусте старше 10 лет из 110 цветков у 30 околоцветник формировался или был в виде меристематических бугорков.

При плодоношении определенную роль играет возраст куста, поскольку с ним связан размер кроны. С возрастом куста число однолетних побегов, на которых закладываются цветки, увеличивается (рис. 2), поэтому урожай куста, вступившего в фазу плодоношения, из года в год увеличивается (Пылаева и др., 1980; Шутов, 1982). На связь между числом годичных побегов и урожайностью указывали Л. К. Раус и И. К. Фортунатов (1979), установившие зависимость между обилием репродуктивных почек (Y) и числом побегов текущего года (X), характеризующуюся линейным уравнением $Y=1.2X$ с коэффициентом корреляции 0.752.

Наши наблюдения показали, что все годичные побеги куста черники способны к образованию репродуктивных зачатков. Наибольшей репродуктивной способностью обладают побеги IV—VI порядков ветвления, так как цветки у них закладываются в первой-пятой почках, а иногда и в первой-восьмой (в 1982 г. на 4-летних кустах). Большее количество смешанных почек закладывается на верхних годичных побегах парциального куста (рис. 2).

Высокий уровень потенциального урожая черники за годы наблюдений отмечен в 1979 г. (рис. 3). Заложение репродуктивных почек в предыдущем (1978) году совпало с прохладным, богатым осадками летом, способствующим образованию дополнительных побегов из спящих почек. Если в среднем на побеге трогаются в рост три-четыре почки, дающие побеги, то в 1978 г. на побегах III—IV порядков их насчитывалось до 7. Это безусловно обеспечивало дополнительный синтез органических веществ, необходимых для заложения репродуктивных органов. Заложение цветков в 1978 г. совпало с неурожаем черники в этом же году, что, по-видимому, также сказалось на урожае будущего года.

Немаловажное значение для сохранения потенциального урожая имеют погодные условия в ранний весенний период, так как во время набухания и раскрывания почек возможно повреждение цветков заморозками, особенно тех, у которых еще не закончен процесс дифференциации. У основания побега в пазухе опавшего листа осенью или весной нередко обнаруживаются (с помощью лупы) засохшие цветки, заложившиеся в третьей и четвертой почках. В 1979 г. температурный режим апреля не способствовал раннему набуханию и раскрыванию почек, поэтому цветки находились под защитой покровных чешуй и листьев до мая. Высокая температура в мае вызвала дружное раскрывание почек с неповрежденными цветками. Однако образование плодов из числа бутонов и цветков составило в этом году лишь 20—35%, так как значительную их часть погубили заморозки в мае—июне. В 1980—1982 гг. отмечалось повреждение цветков уже при расхождении почечных чешуй, а также в период бутонизации, цветения и формирования плодов.

Повышение температуры при малом количестве осадков в течение вегетационного периода не способствует успешному заложению репродуктивных органов. Так, в условиях экстремально сухого и жаркого лета 1981 г., по наблюдениям Костромской лесной опытной станции, наибольшее число цветков заложилось в сосняках чернично-сфагновых, характеризующихся более сильным увлажнением.

Таким образом, если судить по заложению цветков, черника относится к растениям, способным ежегодно давать хороший урожай. Однако в действительности потенциальные ее возможности реализуются далеко не полностью. Поздневесенние заморозки, влажная и холодная погода в период раскрывания почек, бутонизации, цветения, оплодотворения и начала формирования плодов вносят существенные коррективы в прогнозируемый с осени урожай. Потеря от потенциального урожая в разные годы составляет от 30 до 80%.

ЛИТЕРАТУРА

Жуйкова И. В. Особенности формирования морфологической структуры куста черники, голубики и брусники в условиях горных тундр Хибин. — В кн.: Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров: ВНИИОС Центросоюза СССР, 1972, с. 21—25. — *Колупаева К. Г.* Прогнозирование урожая брусники в Кировской области. — Растит. ресурсы, 1972, т. 8, № 2, с. 258—263. — *Пылаева И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В.* Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики. — В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР: Тез. докл. на Всес. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников на территории европейской части СССР в связи с задачами освоения природных ресурсов Нечерноземной зоны СССР». Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 139—141. — *Раус Л. К.* Возможности фенологического прогнозирования урожая черники. — В кн.: Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров: ВНИИОС Центросоюза СССР, 1972, с. 178—180. — *Раус Л. К., Фортунатов И. К.* К методике прогнозирования урожая лесных ягод. — В кн.: Дикорастущие ягодники, перспективы их изучения и введение в культуру: Науч. тр. УСХА. Киев, 1979, с. 71—73. — *Саутин В. И., Арещенко М. Я.* Метеорологические условия и формирование урожая клюквы. — В кн.: Лесохозяйственная наука и практика, вып. 25. Минск: Урожай, 1975, с. 46—50. — *Серебряков И. Г., Галицкая Т. М.* К биологии сезонного развития болотных растений Подмосковья. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Потемкина, 1952, т. 19, вып. 1, с. 19—47. — *Скрябина А. А.* К вопросу прогнозирования цветения голубики по генеративным почкам. — Растит. ресурсы, 1971, т. 7, № 1, с. 91—95. — *Торопова М. И., Черкасов А. Ф.* Динамика развития генеративных почек у некоторых видов семейства брусничных в условиях Костромской области. — В кн.: Сб. научн. работ Костромск. гос. пед. ин-та, 1973, вып. 30, с. 28—45. — *Черкасов А. Ф.* Сравнительный анализ некоторых способов прогнозирования фенофаз и урожая дикорастущих плодово-ягодных растений. — В кн.: Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975, с. 2—26. — *Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б.* Клюква. М.: Лесная промышленность, 1981. 214 с. — *Шутов В. В.* Возрастной состав и урожайность ценопопуляций черники в связи с экологическими факторами в подзоне южной тайги. (Деп. в ВИНИТИ № 885-82 Деп. от 2 марта 1982 г.).

Лесная опытная станция ВНИИЛМа,
Кострома.

Получено 22 III 1983.

УДК 576.3 : 005 : 582.594.2 (575) Бот. журн., т. 69, № 2

Л. В. Аверьянов

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

L. V. AVERYANOV. A KARYOSYSTEMATIC STUDY OF SOME SPECIES OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN THE MIDDLE-ASIAN FLORA

По сборам с севера Средней Азии кариологически изучены 8 видов из 5 родов орхидных (*Orchidaceae*). Впервые определены числа хромосом у *Lysiella nevskii* (2n=82—84), *Dactylorhiza knorringiana* (2n=40) и *D. kulikalonica* (2n=40). Числа хромосом, определенные для видов *Coeloglossum viride* (2n=40), *Dactylorhiza incarnata* (2n=40), *D. umbrosa* (2n=40), *Epipactis helleborine* (2n=40) и *Goodyera repens* (2n=30), не отличаются от данных, приводимых для них в литературе.

Своеобразная, но относительно бедная флора орхидных (*Orchidaceae*) Средней Азии кариологически ранее не изучалась, между тем данные о хромосомных числах отдельных видов имеют существенное значение для их систематики.

Материал для кариологического исследования мы собирали на юго-востоке Казахстана и в Киргизии в 1978 г. Соматические числа хромосом определяли на постоянных препаратах меристемы корня с окраской железным гематоксилином Гейденгайна. Корни орхидных фиксировали в природных условиях смесью Навашина. 48 определений чисел хромосом относятся к 8 видам из 5 родов сем. *Orchidaceae*. Хромосомные числа видов *D. knorringiana* (2n=40), *D. kulikalonica* (2n=40) и *Lysiella nevskii* (2n=82—84) определены впервые. Гербарные образцы всех кариологически изученных растений хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Ниже, в таблице, кроме соматического числа хромосом и числа изученных растений, приведены местонахождения и местообитания соответствующих видов, дата их сбора и номер фиксации.

Числа хромосом некоторых видов сем. *Orchidaceae* флоры Средней Азии

№ популяции	Название растения, его местонахождение и местообитание, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n
	Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. (см. рисунок, *а*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл., южнее с. Сарыжас, сухие остепненные склоны южной экспозиции, 2500—2600 м над ур. м., 3 VIII 1978, № 406	1	40
2	Разнотравье в субальпийском поясе гор, 3000 м над ур. м., 3 VIII 1978, № 407	1	40
3	Окр. с. Баянкол, верховье р. Баянкол, остепненные склоны у верхней границы лесной зоны, 2600 м над ур. м., 10 VIII 1978, № 411	1	40
4	Киргизская ССР, северный макросклон Киргизского Алатау, отроги хр. Узын-Гыр, верховье р. Чон-Курчак, разнотравный склон южной экспозиции близ стационара Чон-Курчак, 2300 м над ур. м., 15 VI 1978, №№ 367—372	6	40
	Dactylorhiza aggr. incarnata		
	D. incarnata (L.) Soó (см. рисунок, *б*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл., к северо-востоку от г. Алма-Ата, северный макросклон Кунгей-Алатау, урочище Талгар, июнь 1978, №№ 376—382	7	40
2	Талды-Курганская обл., окр. г. Текели, верховье р. Текелинки, выше селевой плотины, лесной пояс гор, 2200 м над ур. м., 27 VII 1978, №№ 393—396.	4	40
	Dactylorhiza aggr. salina		
	D. knorringiana (Kraenzl.) Ikonn. (см. рисунок, *в*)		
1	Казахская ССР, Талды-Курганская обл., Джунгарский Алатау, окр. с. Чижин, долина р. Чижин, ключевое болотце на прибрежных щебнях, 1600 м над ур. м., 16 VII 1978, №№ 386, 387, 390, 391	4	40

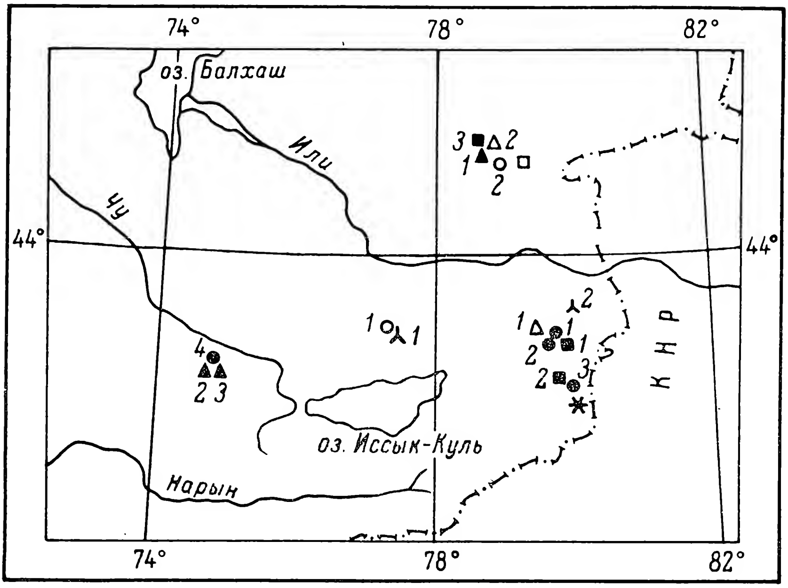
№ популяции	Название растения, его местонахождение и местообитание, дата сбора, № образца	Число изученных образцов	2n
2	Киргизская ССР, северный макросклон Киргизского Алатау, отроги хр. Узын-Гыр, сырой осоково-злаковый луг в верховьях р. Чон-Курчак близ стационара Чон-Курчак, 2000 м над ур. м., 14 VI 1978, №№ 355—360	6	40
3	Пойма р. Чон-Курчак, по прибрежному щебню, заросшему осокой, ниже стационара Чон-Курчак, 2000 м над ур. м., 14 VI 1978, №№ 361—364, 366	5	40
	D. kulikalonica Czerniak. ex Aver. (см. рисунок, *г*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл., южнее с. Сарыжас, ключевое осоковое болото по ручью в высокотравье лесного пояса, 2250 м над ур. м., 3 VIII 1978, №№ 402—404.	3	40
2	Талды-Курганская обл., Джунгарский Алатау, окр. с. Чижин, долина р. Чижин, ключевое болотце на прибрежных щебнях в зарослях *Hippophaë rhamnoides* L., 1600 м над ур. м., 16 VII 1978, №№ 388, 389	2	40
	D. umbrosa (Kar. et Kir.) Nevski (см. рисунок, *д*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл., южнее с. Сарыжас, ключевое осоковое болото по ручью в высокотравье лесного пояса, 2250 м над ур. м., 3 VIII 1978, № 400	1	40
2	Верховье р. Баянкол, моховой песчано-щебнистый склон в пойме реки, 2500—2600 м над ур. м., 9 VIII 1978, № 410	1	40
3	Талды-Курганская обл., Джунгарский Алатау, окр. с. Чижин, долина р. Чижин, ключевое болотце на прибрежных щебнях в зарослях *Hippophaë rhamnoides*, 1600 м над ур. м., 16 VII 1978, №№ 384, 385	2	40
	Epipactis helleborine (L.) Crantz (см. рисунок, *е*)		
1	Казахская ССР, Талды-Курганская обл., окр. г. Текели, верховье р. Текелинки, выше селевой плотины, лесной пояс гор. 2200 м над ур. м., 27 VII 1978, № 392	1	40
	Goodyera repens (L.) R. Br. (см. рисунок, *ж*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл., к северо-востоку от г. Алма-Ата, северный макросклон Кунгей Алатау, урочище Талгар, июнь 1978, № 383	1	≈30
2	Северный макросклон Кетменьского Алатау в 5 км к западу от с. Подгорного, старый еловый лес по склону ущелья, 1500—1700 м над ур. м., 12 VIII 1978, № 414	1	≈30
	Lysiella nevskii Aver.[1] (см. рисунок, *з*)		
1	Казахская ССР, Алма-Атинская обл. верховье р. Баянкол в окр. с. Баянкол, склоны гор в лесном поясе, старый еловый лес из *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., на гниющем бревне, поросшем мхом *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., 2400 м над ур. м., 10 VIII 1978, № 412	8	82—84

Число хромосом 2n=82—84 у *Lysiella nevskii* определено для всего этого рода впервые. Оно связывает в полиплоидный ряд 2n=42, 82—84, 126 два других известных вида — *L. obtusata* (Pursh) Rydb. (2n=42) и *L. oligantha* (Turcz.) Nevski (2n=126) (ХЧЦР, 1969).[2] Исходным числом хромосом в роде *Lysiella* Rydb., как и у близкого рода *Platanthera* Rich., является 2n=42, однако в отличие от этого рода для видов рода *Lysiella* характерна многократная полиплоидия. Возможно, с этим связано сохранение ряда очень примитивных признаков у видов *L. obtusata*, *L. oligantha* и особенно у *L. nevskii* (Аверьянов, 1981).

---

[1] Хромосомные числа определены нами для аутентичных образцов *L.nevskii*, на основе которых этот вид был описан (Аверьянов, 1981).

[2] Здесь и далее ссылка на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) приводится в сокращении: ХЧЦР, 1969.



● а ○ б ▲ в △ г ■ д □ е λ ж ✱ з

Местонахождения кариологически изученных популяций видов сем. *Orchidaceae* на территории Средней Азии.

а — *Coeloglossum viride*, *б* — *Dactylorhiza incarnata*, *в* — *D. knorringiana*, *г* — *D. kulikalonica*, *д* — *D. umbrosa*, *е* — *Epipactis helleborine*, *ж* — *Goodyera repens*, *з* — *Lysiella nevskii* (*цифры* при значках обозначают номера популяций — см. таблицу).

Эволюция типовой подсекции секции *Dactylorhiza* рода *Dactylorhiza* Nevski, куда входят все среднеазиатские виды этого рода, шла исключительно в пределах диплоидного уровня плоидности (2n=40). Виды этой подсекции составляют две большие группы D. aggr. incarnata и D. aggr. salina, представленные в Средней Азии 8 видами (Аверьянов, 1983). Кариотип четырех изученных видов этой подсекции — *D. incarnata* s. restr., *D. knorringiana*, *D. kulikalonica* и *D. umbrosa* s. restr. — обычен на исследованной территории и включает 40 хромосом. Постоянно на этой территории также число хромосом близкого к *Dactylorhiza* монотипного рода *Coeloglossum* C. Hartm. с 2n=40. Аномальные анеуплоидные формы для видов этих родов, встречающиеся на северо-западе СССР (Аверьянов и др., 1982б), здесь не найдены. Числа хромосом, определенные на территории Средней Азии для *Epipactis helleborine* (2n=40) и *Goodyera repens* (2n=30), совпадают с данными, приводимыми большинством других авторов (ХЧЦР, 1969).

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. Новый вид рода *Lysiella* (*Orchidaceae*) с Центрального Тянь-Шаня. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 578—583. — *Аверьянов Л. В.* Род *Dactylorhiza* Nevski (*Orchidaceae*) в СССР. I. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 889—895. — *Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н.* Кариосистематическая характеристика орхидей (*Orchidaceae*) Печоро-Илычского заповедника. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 7, с. 945—951. — *Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н.* (1982б). Кариосистематическое исследование орхидных (*Orchidaceae*) на территории Коми АССР. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 11, с. 1491—1499. — *Хромосомные* числа цветковых растений. (1969) / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука. 926 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1983.

УДК 582.683.2

В. В. Бочанцева

О РОДЕ *PACHYPTERYGIUM* (*BRASSICACEAE*)

V. V. BOCZANTZEVA. ON THE GENUS *PACHYPTERYGIUM* (*BRASSICACEAE*)

В результате исследования рода *Pachypterygium* в нем оставлены только два вида — *P. multicaule* и *P. densiflorum*; их отличительные признаки: кольцевидные, открытые наружу боковые медовые железки, соединенные отростками со срединными треугольными железками, и эллиптические или реже яйцевидные стручочки с узким утолщенным крылом. Большинство ранее описанных в роде видов является синонимами этих двух. Что же касается еще двух видов, относимых к роду *Pachypterygium*, то они вместе с их синонимами принадлежат к роду *Isatis* — *I. brevipes* и *I. stocksii*.

В 1842 г. Г. Карелин и И. Кирилов описали род *Pachypteris* Kar. et Kir. с единственным видом *P. multicaulis* Kar. et Kir. (тип рода), для которого наиболее важными признаками являются ветвистый стебель, рыхлое соцветие, кольцевидные, открытые наружу боковые медовые железки, соединенные отростками со срединными треугольными железками, стручочки обычно эллиптические, реже яйцевидные, с узким утолщенным крылом.

В 1843 г. А. Бунге переименовал этот род в *Pachypterygium* Bunge, так как первоначальное название оказалось поздним омонимом, и числил в этом роде, помимо *P. multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge, описанные им же *P. lamprocarpum* Bunge и *P. brevipes* Bunge. Последний вид в отличие от типового имеет некоторые особенности, в частности замкнутые кольцевидные боковые медовые железки, соединенные отростками со срединными треугольными железками, стручочки скрипковидные, со сходящимся над гнездом и продолженным в широкий плоский носик утолщенным крылом. Эти особенности, как удалось установить, сближают *P. brevipes* с некоторыми видами рода *Isatis* L., в частности с *I. emarginata* Kar. et Kir.

Позднее были описаны еще несколько видов: *Pachypterygium densiflorum* Bunge (1867), *P. ramosum* Jarm. ex Pavl. (1934), *P. praemontanum* Jarm. (1941), *P. microcarpum* Gilli (1955), *P. echinatum* Jarm. ex Junuss. (1978). Своими признаками (характер медовых железок и форма стручочков) все они отвечали основным чертам типового вида рода. Другие виды — *P. leptoloma* Rech. fil. и *P. afganicum* Gilli — впоследствии были отнесены к роду *Isatis*. Еще один вид — *P. stocksii* (Boiss.) Hedge, перенесенный в этот род из рода *Isatis*, — не соответствует особенностям типового вида рода, так как имеет замкнутые кольцевидные боковые медовые железки, соединенные отростками со срединными треугольными железками, и линейно-лопатчатые, лодочковидные стручочки. Эти признаки дают основание относить *P. stocksii* к роду *Isatis*, с некоторыми видами которого он довольно близок, например с *I. trachycarpa* Trautv. С другой стороны, возникла тенденция считать род *Pachypterygium* синонимом рода *Isatis*, так как всем видам первого и некоторым видам второго свойственно утолщенное крыло стручочков; при этом другие особенности, разграничивающие рассматриваемые роды, во внимание не принимались. Так появились в литературе названия *Isatis multicaulis* (Kar. et Kir.) Jafri, *I. brevipes* (Bunge) Jafri и др.

Таким образом, по мере присоединения к роду *Pachypterygium* новых видов стирались различия между ним и родом *Isatis*, разграничение их по существу основывалось только на одном признаке — утолщенное крыло стручочков, свойственное *Pachypterygium*. Однако часть видов, все еще остающихся в роде *Isatis*, имела стручочки, крылья которых были также несколько утолщены. И это позволяло помещать *Pachypterygium* в синонимы рода *Isatis*. Следовательно, появилась необходимость в выявлении более четких признаков, разграничивающих эти роды, и в уточнении видового состава рода *Pachypterygium*.

Исследование гербарного материала, хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), в том числе и типового, позволило установить, что в роде *Pachypterygium* следует различать только два вида: *P. multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge и *P. densiflorum* Bunge. Подавляющее большинство таксонов, отнесенных ранее к этому роду, является синонимами указанных двух видов, а *P. brevipes* и *P. stocksii* с их синонимами должны числиться в роде *Isatis*.

Основные признаки, отграничивающие род *Pachypterygium* от рода *Isatis*: кольцевидные, открытые наружу боковые медовые железки, соединенные отростками со срединными треугольными железками, и эллиптические или реже яйцевидные стручочки с узким утолщенным крылом.

Считаем необходимым дать расширенную характеристику рода *Pachypterygium*, которая явилась результатом пересмотра его состава.

Однолетние растения, голые, но часто с опушенными плодами. Стебли 5—30 см выс., ветвистые. Прикорневые листья цельнокрайные, лопатчатые и продолговато-лопатчатые, суженные в довольно длинный черешок. Стеблевые листья цельнокрайные, сидячие; нижние ланцетные, узколанцетные, линейно-ланцетные, полустеблеобъемлющие со стреловидным основанием и заостренными ушками, верхние линейные, либо с сердцевидным основанием и закругленными ушками, либо суженные к основанию. Кисти многоцветковые, при плодах удлиняющиеся, собраны в раскидистое метельчатое соцветие. Цветоножки слегка утолщены под цветками. Чашелистики отклоненные, не мешковидные. Лепестки обратнояйцевидные, постепенно суженные в ноготок, наверху закругленные. Тычиночные нити без зубцов. Боковые медовые железки кольцевидные, открытые наружу, соединенные отростками со срединными треугольными железками. Рыльце головчатое, сидячее или почти сидячее. Стручочки односеменные, одногнездные, лишенные перегородки, нераскрывающиеся, плоские, эллиптические, реже яйцевидные, 2.5—5 мм дл., с узким утолщенным крылом, голые или по всей поверхности опушенные цилиндрическими тупыми простыми оттопыренными волосками, часто опушенные только по гнезду или крылу, причем на гнезде волоски длиннее и толще, чем на крыле. Семя висячее, зародыш спиннокорешковый.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PACHYPTERYGIUM*

1. Кисти при плодах рыхлые, довольно длинные, 1.5—8 (12) см дл., прямые, не однобокие. . . . . 1. *P. multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge.

+ Кисти при плодах густые, короткие, 0.5—3 см дл., наверху вниз загнутые, более или менее однобокие. . . . . 2. *P. densiflorum* Bunge.

1. *Pachypterygium multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge, 1843, Delect. Sem. Hort. Dorpat. : 8; ej. 1844, Linnaea, 18 : 155; Ярмоленко, 1939, Фл. СССР, 8 : 227; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 95. — *Pachypteris multicaulis* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 159; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1 : 767. — *Pachypterygium lamprocarpum* Bunge, 1843, Delect. Sem. Hort. Dorpat. : 8; ej. 1844, Linnaea, 18 : 155. — *P. ramosum* Jarm. ex Pavl. 1934, Фл. Центр. Казахст. 2 : 276. — *P. praemontanum* Jarm. 1941, Бот. мат. (Ташкент) 3 : 32. — *P. echinatum* Jarm. ex Junuss. 1978, Фл. ТаджССР, 5 : 627, 96. — *P. multicaule* auct. non (Kar. et Kir.) Bunge : Hedge, 1968, in Rechinger, Fl. Iranica, 57 : 92, p. p. — *Isatis multicaulis* (Kar. et Kir.) Jafri, 1973, Fl. Pakist. 55 : 72, p. p.

Тип: In salsis Songoriae ad rivulum Ai, inter fl. Ajagus et Lepsa, 1841, Karelin et Kiriloff (LE).

Распространение: Средняя Азия (северный Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, Казахстан), Китай (Джунгария).

2. *Pachypterygium densiflorum* Bunge, 1867, in Boiss., Fl. Or. 1 : 373; Ярмоленко, 1939, Фл. СССР, 8 : 227; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 95. — *P. microcarpum* Gilli, 1955, Feddes Repert. 57 : 219. — *P. multicaule* auct. non (Kar. et Kir.) Bunge : Hedge, 1968, in Rechinger, Fl. Iranica, 57 : 92, p. p. — *Isatis multicaulis* (Kar. et Kir.) Jafri, 1973, Fl. Pakist. 55 : 72, p. p.

Тип: In montosis Persiae australis inter Khabbise et Kerman, Mart. 1859, A. Bunge (P).

Распространение: Иран, Афганистан, Средняя Азия (восточная Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, южная Киргизия, Казахстан).

В заключение приводим виды, исключаемые из рода *Pachypterygium*, а также их синонимы, в свое время описанные как особые виды этого рода.

Isatis brevipes (Bunge) Jafri, 1973, Fl. Pakist. 55 : 72. — *Pachypterygium brevipes* Bunge, 1843, Delect. Sem. Hort. Dorpat. : 8; ej. 1844, Linnaea, 18 : 156; Ярмоленко, 1939, Фл. СССР, 8 : 224; Hedge, 1968, in Rechinger, Fl. Iranica, 57 : 92; Набиев, 1974, Опред. раст. Ср. Азии, 4 : 95. — *P. heterotrichum* Bunge, 1867, in Boiss., Fl. Or. 1 : 374. — *P. brevipes* Bunge β. *persica* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 374. — *P. persicum* (Boiss.) Parsa, 1951, Fl. de l'Iran, 1 : 846.

Тип: An den Abhängen am obern Serafschanflusse, 10 IX 1841, A. Lehmann (P).

Распространение: Иран, Афганистан, Пакистан, Средняя Азия (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, южный Казахстан).

Isatis stocksii Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 376; Jafri, 1973, Fl. Pakist. 55 : 71. — *Pachypterygium macranthum* Rech. fil. 1951, Phyton, 3 : 48. — *P. stocksii* (Boiss.) Hedge, 1968, in Rechinger, Fl. Iranica, 57 : 92.

Тип: In Belutschia prope Doubund, 964, Stocks (K).

Распространение: Иран, Афганистан, Пакистан.

Ленинградский государственный университет.

Получено 4 III 1983.

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 2

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.542.1 (571.6)

Н. С. Пробатова

НОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕМ. POACEAE С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. S. PROBATOVA. NEW TAXA OF THE *POACEAE* FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Публикуются латинские диагнозы новой секции *Poa* sect. *Kolymenses*, новых видов, разновидности и гибридов в родах *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Deschampsia*, *Elymus*, *Hierochloë*, ×*Leymotrigia*, *Poa*, предлагаются 5 новых номенклатурных комбинаций. Для 7 таксонов публикуются числа хромосом (2n).

При изучении обширного материала по злакам советского Дальнего Востока (СДВ) в основных Гербариях СССР (LE, VLA, MHA, MW), предпринятом автором с целью критического пересмотра видового состава и распространения представителей сем. *Poaceae* при подготовке многотомной коллективной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», был выявлен ряд новых таксонов, для которых ниже публикуются латинские диагнозы.[1]

Agrostis kronokensis Probat. sp. nov. (Sect. *Agraulus* (Beauv.) Tzvel.). — Planta 55—65 cm alta, laxe caespitosa, innovationes subterraneas breves arcuatas emittens (rarius innovationes solitariae). Culmi tenues, leves. Vaginae in parte superiore leviter scabrae; laminae circa 1.5 mm lt., planae, lucide virides, scabrae; ligulae foliorum superiorum 2.3—3 mm lg. Paniculae 6—11 cm lg. (circa $^1/_7$ longitudinis culmi aequales), laxae, ramulis adscendentibus scabris, in parte inferiore sine spiculis. Spiculae 3.6—4.3 mm lg., obscure lilacinae, anguste lanceolatae. Glumae subaequilongae, longe et sensim acutatae, secus carinam aculeolis magnis tectae. Lemmata 2.5—3 mm lg. (glumis circa 1 mm breviora), in tertia inferiore aristata; arista 4—5 mm lg., geniculata, lemmatis apicem 2.5—3 mm superans. Paleae circa 0.1 mm lg. Antherae (1.5) 1.8—2.2 mm lg.

Typus: Kamtschatka, reservatum Kronotzkij, 90 km ad boreali-occidentalem versus a pag. Zhupanovo, ripa dextra fl. Bogaczevka, tundra, 27 VIII 1976, V. Petjko (VLA).

Affinitas. Probabiliter species hybridogena: *A. kudoi* Honda×*A. scabra* Willd. A specie prima paniculae ramulis longioribus scabris, spiculis longioribus et glumis acutioribus secus carinam grosse aculeolatis, a specie secunda antheris multo longioribus et innovationibus partim subterraneis repentibus differt.

2n=28: Камчатка, Кроноцкий государственный заповедник, кальдера вулкана Узон, 600 м над ур. м., горная тундра, мелкозлаковые лужайки, 1 VIII 1982, № 6054, Н. Пробатова, Э. Рудыка (VLA).[2]

Возможно, вид является гибридом *A. kudoi* и *A. scabra*, стабилизировавшимся путем интрогрессии. Отличается от *A. scabra* гораздо более крупными пыльниками, наличием дуговидных подземных побегов, а от *A. kudoi* — более длинными шероховатыми веточками метелок, более крупными колосками, длиннозаостренными колосковыми чешуями с крупными шипиками на килях. Пока известен в ряде местонахождений лишь на п-ове Камчатка. Обитает в горных тундрах, у ручьев, реже — на глинисто-щебнистых склонах. Тетраплоидное число хромосом 2n=28 характерно также для *A. kudoi* (Соколовская, Пробатова, 1974) в отличие от гексаплоида *A. scabra*.

---

[1] Описания новых таксонов на русском языке публикуются в т. 1 упомянутой сводки.

[2] Числа хромосом получены А. П. Соколовской (по материалам, собранным автором этой статьи в природной обстановке) и любезно предоставлены ею для публикации. Постоянные парафиновые препараты из кончиков корешков растений (фиксация по Навашину, окраска железным гематоксилином Гейденгайна), как и гербарные образцы изученных в кариологическом отношении растений, хранятся в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра (БПИ ДВНЦ) АН СССР (Владивосток).

Agrostis pauzhetica Probat. sp. nov. (Sect. *Trichodium* (Michx.) Dumort.). — Planta 4—20 (25) cm alta, caespites parvos densos formans. Culmi erecti, leves. Vaginae plus minusve scabrae; laminae 1—1.5 mm lt., plus minusve planae, foliorum radicalium convolutae, scabrae; ligulae foliorum superiorum 1—2 mm lg. Paniculae 2—7 (10) cm lg. et 3—4 cm lt., rectae, ramulis adscendentibus longis sat crassis scabris. Spiculae 2.2—2.6 mm lg., late lanceolatae, griseo-lilacinae. Glumae breviter acutatae, secus carinam scabrae. Lemmata 1.3—1.9 mm lg., hyalina, obtusiuscula, inermia (rarius dorso arista minutissima gerentia). Antherae 0.4—0.6 mm lg.

Typus: Kamtschatka, distr. Ustj-Boljsheretzk, prope fontem thermalem in valle fl. Pauzhetka, ultra pag. Pauzhetka, 13 VII 1969, n° 1819, N. Probatova (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. A specie proxima *A. geminata* Trin. spiculis vulgo inermibus obtusiusculis et paniculae ramulis crassioribus differt.

По-видимому, наиболее близок к *A. geminata*, от которого отличается обычно безостыми туповатыми колосками и более толстыми веточками метелок (два последних признака, а также более крупные пыльники отличают *A. pauzhetica* и от *A. scabra*). У карликовых растений, встречающихся в массе вблизи термальных источников, веточки метелок слабошероховатые (до почти гладких). Распространен на п-ове Камчатка, в бассейне р. Озерной и в Долине Гейзеров, где обитает у горячих источников, на фумарольных полях, среди приречных кустарников и в зарослях высокотравья. Описан из окрестностей пос. Паужетка (долина р. Паужетки, бассейн р. Озерной). В указанных районах п-ова Камчатка встречаются также и другие редкие (преимущественно североамериканские) виды — *A. exarata* Trin., *A. alaskana* Hult. (бассейн р. Озерной), *A. geminata* Trin. (Долина Гейзеров и вулкан Узон). Все эти виды, как и широко распространенный на п-ове Камчатка северопацифический *A. scabra*, — гексаплоиды с 2n=42 (Соколовская, Пробатова, 1974); такое же число хромосом ожидается у *A. pauzhetica*. Приводим неопубликованные нами ранее данные по *A. geminata*:

2n=42: Камчатка, Кроноцкий заповедник, Долина Гейзеров, у горячего источника, 5 VIII 1980, № 5879, Е. Бердышев (VLA); там же, 600—700 м над ур. м., 8 VIII 1976, № 4887, Т. Хорт (VLA).

Agrostis sichotensis Probat. sp. nov. (Sect. *Agraulus* (Beauv.) Tzvel.). — Planta 45—50 cm alta, dense caespitosa. Culmi erecti, sat crassi (1.5—2 mm in diam.), leves. Vaginae in parte superiore scabrae, laminae 2—3.5 mm lt., plus minusve planae, griseo-virides, scabrae; ligulae foliorum superiorum (2.5) 3.5—4.5 mm lg. Paniculae ca. 15 cm lg., oblongae vel fusiformes, densae, ramulis appressis aculeolis parvis dense tectis. Spiculae numerosae (90—150 in ramuli), (2.7) 3—3.5 mm lg., late lanceolatae, griseo-lilacinae, nitidae. Glumae paulo inaequales, secus carinam scabrae. Lemmata 2—2.2 mm lg., hyalina, prope basin aristata; arista ad 4.2 mm lg., paulo geniculatim curvata, tenuis, lemmatis apicem 2.3—2.5 mm superans. Antherae (1.5) 1.6—1.8 mm lg.

Typus: Prov. Primorije («Primorskij kraj»), distr. Ternej, reservatum Sichote-Alinj, locus Abrek, in rupibus litoralibus, 8 VII 1978, N. Schauljskaja (VLA).

Affinitas. Speciei *A. trinii* Turcz. proxima, sed paniculis densioribus oblongis vel fusiformibus, spiculis numerosis in paniculae ramulis confertis, ligulis longioribus, culmis sat crassis, spiculis et antheris longioribus differt.

Этот вид, пока известный лишь из классического местонахождения в Тернейском р-не Приморского края (Сихотэ-Алинский заповедник, урочище Абрек), близок к *A. trinii*, от которого отличается густыми веретеновидными или продолговатыми метелками со скученными на их веточках очень многочисленными (по 90—150 на веточках нижней мутовки) колосками (у *A. trinii* по 25—75 рыхло расположенных колосков), а также более длинными язычками верхних стеблевых листьев, сравнительно толстыми стеблями, более крупными колосками и пыльниками. Обитает на скалистых приморских склонах. Эндемик восточных склонов северного Сихотэ-Алиня (?).

Agrostis×clavatiformis Probat. sp. hybr. nov. (*A. clavata* Trin. × *A. flaccida* Hack.). — A specie proxima *A. clavata* laminis foliorum angustioribus, paniculis minoribus et praesentia aristarum longarum curvatarum in lemmatis, ab *A. flaccida* laminis foliorum planis lucide viridibus et antheris (abortivis) ad 0.5 mm lg. differt.

Typus: Kamtschatka, distr. Ustj-Boljsheretzk, in viciniis pag. Ozernovskij, in prato sicco, 1 VIII 1969, T. Neczaeva (VLA).

Редкий стерильный гибрид. Описан с Камчатки (пос. Озерновский), где проходит северная граница ареала курильско-сахалино-японского диплоидного (с 2n=14) вида *A. flaccida*. Гибрид приближается к *A. clavata*, от которого отличается узкими пластинками листьев, относительно некрупными метелками и наличием длинной изогнутой ости у нижних цветковых чешуй; от *A. flaccida* гибрид отличается плоскими ярко- или светло-зелеными пластинками листьев и пыльниками до 0.5 мм дл. (недоразвиты). Межсекционный гибрид.

Agrostis×kamtschatica Probat. sp. hybr. nov. (*A. scabra* Willd. × *A. kudoi* Honda). — Hybrida partim fertilis. A specie proxima *A. scabra* praesentia aristarum brevium rectarum et antheris 0.6—0.8 мм lg. (vulgo abortivis), ab *A. kudoi* paniculae ramulis longioribus valde scabris a basi $^{2}/_{3}$ longitudinis sine spiculis et glumis longioribus acutioribus secus carinas aculeolatis differt. 2n=35.

Typus: Kamtschatka, urb. Petropavlovsk, collis Mishennaja, declivitas australi-occidentalis, 15 VIII 1972, n° 3663, N. Probatova (VLA, isotypus — LE).

Частично фертильный межсекционный гибрид. Описан с Камчатки (Петропавловск-Камчатский), встречается также в Северной Корякии. 2n=35 (Соколовская, Пробатова, 1974). Отличается от *A. scabra*, к которому уклоняется габитуально, наличием короткой прямой ости, едва достигающей верхушки нижней цветковой чешуи, и пыльниками 0.6—0.8 мм дл. (как правило, недоразвитыми), а от *A. kudoi* — сильно шероховатыми длинными веточками метелок, на $^{2}/_{3}$ длины без колосков, а также острыми длинными колосковыми чешуями с шипиками по килям.

Agrostis×paramushirensis Probat. sp. hybr. nov. (*A. alaskana* Hult.× *A. flaccida* Hack.) — Hybrida probabiliter sterilis. Ab *A. alaskana* aristis longis curvatis e spiculis exsertis, ab *A. flaccida* laminis foliorum planis subtus scabris et paniculis angustis densis, ramulis valde scabris differt. Antherae 0.6—0.7 mm lg.

Typus: Insulae Kurilenses, ins. Paramushir, in viciniis opp. Severo-Kuriljsk, in prato humido, 12 VIII 1978, V. Barkalov (VLA, isotypus — LE).

Габитуально приближается к *A. alaskana*, от которого отличается длинными выдающимися из колосков слегка изогнутыми остями, а от *A. flaccida* — плоскими шероховатыми снизу пластинками листьев и узкими сжатыми густыми метелками с сильно шероховатыми веточками. Пыльники 0.6—0.7 мм дл. Относительно редкий межсекционный гибрид, известный, кроме о. Парамушир, также с о. Шумшу; на этих островах довольно обычны оба родительских вида.

Agrostis×subclavata Probat. sp. hybr. nov. (*A. clavata* Trin.×*A. kudoi* Honda). — A specie proxima *A. clavata* laminis foliorum angustioribus complicatis griseo-viridibus et praesentia artistarum tenuium subrectarum e spiculis vulgo paulo exsertarum, ab *A. kudoi* paniculis oblongis $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{2}$ longitudinis culmi aequalibus, ramulis tenuibus scabris semper plus minusve appressis differt.

Typus: Prov. Magadan, distr. Yagodnoje, vallis vere inundata fl. Debin, salicetum, in glareosis, 29 VI 1974, A. Berkutenko (VLA).

Описываемый гибрид габитуально приближается к *A. clavata*, но отличается от него узкими вдоль сложенными серовато-зелеными пластинками листьев и наличием тонких почти прямых остей, обычно слегка выступающих из колосков, а также пыльниками 0.6—0.8 мм дл.; от *A. kudoi* — продолговатыми в очертании метелками, составляющими $^{1}/_{3}$—$^{1}/_{2}$ длины стебля, с тонкими шероховатыми веточками, всегда более или менее прижатыми к оси метелки. Описан из южной части Магаданской обл. (р. Дебин). Встречается также в Северной Корякии. По-видимому, стерильный межсекционный гибрид.

Agrostis×ussuriensis Probat. sp. hybr. nov. (*A. stolonifera* L.× *A. trinii* Turcz.). — Hybrida probabiliter sterilis, innovationibus procumbentibus in nodis radicantibus propagatur. Inter species *A. stolonifera* et *A. trinii* intermedia est, sed a prima paniculis laxioribus ramulis longis et lemmatis vulgo sat longe aristatis, a secunda — praesentia innovationum procumbentium et paleis $^1/_2$ longitudinis lemmatum attingentibus differt. Antherae ca. 0.7 mm lg.

Typus: Prov. Primorije («Primorskij kraj»), distr. Czugujev, stationarium Verchne-Ussurijskij, prope viam, 31 VII 1975, T. Bezdeleva, S. Nesterova (VLA, isotypus — LE).

Вероятно, преимущественно стерильный межсекционный гибрид, возобновляющийся при помощи стелющихся надземных побегов. Отличается от *A. stolonifera*, к которому уклоняется габитуально, наличием у большинства цветков длинных выдающихся из колоска остей, более рыхлыми метелками с относительно длинными веточками, а от *A. trinii* — наличием длинных стелющихся и укореняющихся в узлах бесплодных побегов и верхней цветковой чешуей, достигающей $^1/_2$ длины нижней. Пыльники около 0.7 мм дл. Описан из бассейна р. Уссури (Чугуевский р-н Приморского края). Встречается изредка в Приморском крае, отмечен также в Хабаровском крае.

Calamagrostis chassanensis Probat. sp. nov. (Sect. *Deyeuxia* (Clar.) Dumort.). — Planta 40—60 (70) cm alta, caespites parvos sat densos formans. Culmi erecti, validi, sat crassi. Foliorum inferiorum vaginae glabrae, rarius leviter pilosae. Laminae 3—5 (6) mm lt. et 10—30 cm lg., laxius convolutae, supra glabrae et plus minusve leves, sat validae, canescenti-virides; ligulae foliorum superiorum 6—10 mm lg. Paniculae 10—15 (17) cm lg., densae, ramis plus minusve appressis sub anthesi patulis, ovali-oblongae, apice obtusiusculae vel parum attenuatae; rami inferiores abbreviati (3—5-plo paniculis breviores). Spiculae (4.8) 5—6 (6.5) mm lg., lanceolatae. Glumae subaequilongae, acutatae, in 1.3—1.5 mm lemmatis longiores. Lemmata 4.3—4.8 mm lg., in dorso arista 6—7.5 mm lg. gerentia; arista lemmatis apicem in 3—4.5 mm superans. Calli pili $^1/_2$ ($^1/_3$) lemmatis aequales. Paleae lemmatis aequales vel in 0.3 mm breviores. Antherae 2.3—2.5 mm lg. $2n=56$.

Typus: Prov. Primorije («Primorskij kraj»), distr. Chassan, peninsula Gamov, promontorium Schulzii, in viciniis pag. Vitjazj, declivitas australi-occidentalis collis, 23 VIII 1974, N. Probatova, E. Rudyka, V. Seledetz (VLA, isotypi — LE, MHA, MW).

Affinitas. A specie proxima *C. brachytricha* Steud. culmis humilioribus et paniculis brevioribus, ligulis foliorum caulinorum superiorum longissimis, glumis lemmatis multo longioribus et anthese praecoci, a *C. distantiflora* Lucznik — laminis longioribus convolutis, calli pilis longioribus (ca. $^1/_2$ longitudinis lemmatis aequalibus) et paniculis densioribus multispiculatis, a *C. adpressiramea* Ohwi — spiculis 5—6.5 (non 3—3.5) mm lg. et $2n=56$ (nec 28) differt. Probabiliter species hybridogena: *C. brachytricha*×*C. distantiflora*.

$2n=56$: Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, мыс Шульца, в окр. пос. Витязь, средняя часть каменистого склона, 23 VIII 1974, № 3913, Н. Пробатова, Э. Рудыка, В. Селедец (Соколовская, Пробатова, 1977: как «*C. brachytricha*»).

Этот вид в отличие от близкородственного *C. brachytricha* характеризуется значительно более длинными язычками верхних стеблевых листьев (6—10, а не 2.5—5 мм дл.), колосковые чешуи на 1.3—1.5 мм (а не на 0.2—0.7 мм) превышают нижние цветковые чешуи, растения сравнительно некрупные, с хвостовидно оттянутыми метелками и отличаются более ранними сроками цветения. От *C. distantiflora* вид отличается длинными свернутыми пластинками листьев, более длинными волосками каллуса (достигающими $^1/_2$ длины нижней цветковой чешуи) и метелками с многочисленными густо расположенными колосками. От корейско-японского вида *C. adpressiramea* (отсутствующего в СССР, близкого к *C. brachytricha*) *C. chassanensis* отличается колосками 5—6.5 (а не 3—3.5) мм дл. и числом хромосом $2n=56$. В то же время *C. chassanensis* занимает промежуточное положение между *C. brachytricha* и *C. distantiflora* (габитуально уклоняясь к *C. brachytricha*) и, вероятно, является их гибридом, стабилизировавшимся путем интрогрессии и факультативного апомиксиса. Массовый вид, однако, пока известен лишь с п-ова Гамова в Хасанском р-не (Приморский край), где распространен на открытых безлесных каменистых и щебнистых склонах и вершинах небольших сопок в районе бухты Астафьева и мыса Шульца. В этих местах *C. brachytricha* отсутствует, а *C. distantiflora* иногда произрастает совместно с *C. chassanensis*, опережая его по времени зацветания на 7—10 дней.

Calamagrostis tolmatschewii Probat. sp. nov. (Sect. *Calamagrostis*). — Planta 40—55 cm alta, caespites parvos formans. Culmi erecti, tenues, sub inflorescentia leves, nodis 3 distantibus. Laminae 2.6—4.2 mm lt. et 5—12 cm lg., planae, supra parum glaucescentes, utrinque aculeolis minutis tectae, foliorum inferiorum abbreviatae; ligulae foliorum superiorum (2.5) 3.5—5 (5.5) mm lg.; articulatio vaginali-laminaris glabra, sine auriculis. Paniculae 9—11 cm lg., oblongae, ramulis scabris plus minusve appressis, spiculis sat paucis laxe positis; pedicelli scabri. Spiculae 5.6—7.5 mm lg., lineari-lanceolatae, roseo-violaceae. Glumae longe acutatae, inferior 0.3—0.6 mm superiore brevior, tota facie scabrae. Lemmata 4—4.3 mm lg.; calli pili lemmatis longitudini aequales vel subaequales; arista dorsalis, tenuis, in tertia inferiore lemmatis abiens et eius apicem non superans vel paulo (ad 0.5 mm) superans. Palea lemmatis 0.8 mm brevior. Antherae 1.4—1.7 mm lg.

Typus: Sachalin, distr. Ocha, ostium fl. Traptun, ripa dextra, in prato graminoso-cariceto, 25 VII 1952, leg. Schumilova (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. Inter species *C. purpurea* (Trin.) Trin. et *C. sachalinensis* Fr. Schmidt intermedia est, probabiliter species hybridogena (sed *C. sachalinensis* in Sachalino boreali deficiens).

Вид не вполне ясного родства: вероятно, имеет гибридное происхождение (пыльники у растений в значительной степени недоразвиты) с участием видов родства *C. purpurea* и *C. sachalinensis*; однако в настоящее время *C. sachalinensis* в этой части Северного Сахалина не встречается. От *C. tenuis* V. Vassil. отличается значительно более крупными колосками (5.6—7.5, а не 2.5—4 мм дл.), немного более длинными язычками верхних листьев (до 5.5, а не до 4 мм дл.), более широкими пластинками листьев. Переходный характер *C. tenuis* между *C. purpurea* и *C. angustifolia* Kom., отчасти к видам родства *C. sachalinensis*, возможно, также свидетельствует о его гибридном происхождении. *C. tolmatschewii* пока известен лишь из классического местонахождения в устье р. Траптун (Охинский р-н).

Calamagrostis×submonticola Probat. sp. hybr. nov. (*C. monticola* V. Petrov ex Kom.×*C. epigeios* (L.) Roth s. l.). — *C. monticolae* V. Petrov ex Kom. similis, sed paniculis densioribus, laminis rigidioribus scabris laxe convolutis et aristis minus evolutis differt. 2n=28.

Typus: Prov. Amurensis, distr. Shimanovsk, 18 km ad orientem versus a opp. Shimanovsk, ad margines silvae lariceto-pineto-betuletae prope st. viae ferrae Seletkan, 6 IX 1976, n° 4461, N. Probatova, V. Seledetz (VLA, isotypus — LE).

2n=28: Амурская обл., 18 км к востоку от г. Шимановска, опушка лиственнично-сосново-березового леса в районе ж.-д. ст. Селеткан, 6 IX 1976, № 4461, Н. Пробатова, В. Селедец (тип!).

Отличается от *C. monticola* более густыми метелками и более жесткими шероховатыми пластинками листьев со свернутыми вдоль краями, а также менее развитой остью нижних цветковых чешуй. В Европе известен аналогичный гибрид — *C.×acutiflora* (Schrad.) Reichenb. — *C. epigeios s. l.×C. arundinacea* (L.) Roth (Цвелев, 1976).

Deschampsia tzvelevii Probat. sp. nov. — Planta 50—100 cm alta, caespites magnos densos formans. Culmi 3—4 mm in diam., erecti, leves. Vaginae foliorum inferiorum stramineae, rigidae, nitidae; laminae 2.3—2.5 (3) mm lt. et (10) 15—30 cm lg., rigidissimae, fere semper setaceo-convolutae (ca. 1.2 mm in diam.), rare laxe convolutae, apice acutae, extus leves, intus (supra) crasse costatae et in costis minute papillosae vel aculeolatae; ligulae foliorum superiorum 3.5—8 mm lg. Paniculae (15) 20—37 (40) cm lg., diffusae, ramis sat crassis, in dimidio inferiore levibus, supra sparse aculeolatis, inferioribus ad 15 cm lg. solum in parte superiore spiculis gerentibus. Spiculae 5—6.3 mm lg., 2 (3)-florae, virescentes, rarius leviter lilacinae demum flavescentes. Glumae 4.5—5.5 mm lg., oblongolanceolatae, ecarinatae, obtusiusculae, rarius acutiusculae, leves, inferior lemmati accumbenti aequalis. Lemmata 4.2—4.5 mm lg., denticulata, in tertia media dorsi aristam rectam lemmatis apicem non superantem vel vix superantem gerentia, in callo pilis 0.7—1 (1.5) mm lg. tecta. Antherae 1.5—2 mm lg. 2n=26.

Typus: Insula Sachalin, distr. Makarov, in viciniis pag. Pugaczevo, vulcanus limosus Maguntan, ad marginem ejectionis limosarum, 15 IX 1982, n° 6175, N. Probatova, E. Rudyka, N. Tzvelev (VLA, isotypi — LE, MHA, MW).

Affinitas. A speciebus affinibus *D. macrothyrsa* (Tatew. et Ohwi) Kawano et *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. laminis foliorum rigidissimis, innovationum vegetativarum numerosarum vaginis rigidis lucide flavis, glumis latioribus obtusiusculis et levibus, aristis in lemmatis dorsi parte tertia abeuntibus (non prope basin suam) et ecologia differt.

2n=26: Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, по краю грязевых выбросов в зоне зарастания, 15 IX 1982, № 6175, Н. Пробатова, Э. Рудыка, Н. Цвелев (тип!); там же, № 6210, Н. Пробатова, Э. Рудыка (VLA).

Отличается от близких видов *D. macrothyrsa* и *D. sukatschewii* очень жесткими пластинками и светло-желтыми жесткими влагалищами листьев многочисленных вегетативных побегов, более широкими туповатыми и гладкими колосковыми чешуями, остью нижних цветковых чешуй, отходящей в средней трети спинки (а не близ ее основания), а также экологическими особенностями. Мы также обнаружили экземпляр с вивипарными колосками. Этот вид пока известен лишь с грязевого вулкана Магунтан, где он является массовым фоновым растением, пионерным видом при зарастании грязевых выбросов. Исследованные в кариологическом отношении образцы различались характером листовых пластинок: шиловидно свернутые (№ 6175) и рыхло вдоль сложенные (№ 6210), последние встречаются относительно редко, у края зоны зарастания, на еще почти свободных от растительности участках. Указываемая для высокогорий северной Японии *D. cespitosa* (L.) Beauv. var. *festucifolia* Honda с шероховатыми веточками метелок и относительно короткими стеблями скорее всего не тождественна *D. tzvelevii*.

Приводим также число хромосом, полученное для близкого к *D. tzvelevii* сахалино-северояпонского вида *D. macrothyrsa*, обитающего на болотистых участках морских побережий Сахалина.

2n=26: Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, берег зал. Анива, заболоченный приморский луг, 13 IX 1982, № 6251, Н. Пробатова, Э. Рудыка (VLA).

Elymus charkeviczii Probat. sp. nov. (Sect. *Goulardia* (Husn.) Tzvel.). — Planta 35 (50)—70 (100) cm alta, laxe caespitosa. Culmi sat crassi, paulo geniculati, glabri, prope nodos leviter scabri. Vaginae glabrae et leves; laminae 4—8 mm lt., planae, laete virides, scabrae, supra vulgo sparse pilosae; ligulae foliorum superiorum 0.3—0.5 mm lg. Spicae 7—14 cm lg. et 0.6—0.8 (1) cm lt., erectae, densae, paulo unilaterales, virescentes. Spiculae 12—18 mm lg., 3—5-florae. Glumae 8—11 mm lg., 3—5 (7)-nerviae, lanceolatae, secus carinam et nervium a basi aculeolatae, apice in mucronem ad 1.8 mm lg. transeuntes, inferior lemmati accumbenti subaequalis. Rachidis articuli brevissime aculeolati. Lemmata 10—13 mm lg., dorso glabra et levia, apice acuta et in mucronem 1.3—2.5 (4) mm lg. transeuntia; callus leviter pilosus. Paleae lemmatis subaequales, secus carinam dense et tenuiter aculeolatae, inter carinas subglabrae. Antherae 1.8—2.5 mm lg.

Typus: Regio autonoma Korjakensis, distr. Penzhina, ripa dextra fl. Penzhina 2 km a pag. Ajanka, in fruticeto, 17 VII 1971, N. Probatova, V. Seledetz (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. Haec species cum specie *E. kamczadalorum* (Nevski) Tzvel. habitualiter congruit, sed spiculae rachide brevissime aculeolata (non pilosa), culmi sub inflorescentia levi et antheris majoribus differt. A specie affini *E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinners spicis latis densis paulo unilateralis et laminis latioribus planis laete viridibus supra sparse pilosis differt.

Этот вид габитуально сходен с *E. kamczadalorum*, от которого отличается очень коротко шиповатой (а не волосистой) осью колоска, гладкими стеблями под соцветием и более крупными пыльниками. От близкого вида *E. trachycaulus* он отличается широкими густыми колосьями с односторонне расположенными колосками, а также более широкими плоскими ярко-зелеными волосистыми сверху пластинками листьев. Описан с р. Пенжины (окрестности пос. Аянка), известен и на п-ове Камчатка (Эссо). Обитает среди кустарников по долинам рек.

Elymus zejensis Probat. sp. nov. (Sect. *Goulardia* (Husn.) Tzvel.). — Planta 45—65 cm alta, caespitosa. Culmi tenues, in nodis scabri. Vaginae glabrae et leves; laminae 1.5—2.5 mm lt., plus minusve convolutae, glabrae vel supra sparse pilosae; ligulae foliorum superiorum ca. 0.8 mm lg. Spicae (6) 10—18 cm lg. et ca. 0.4 cm lt., rectae vel paulo nutantes, spiculis distantibus (rachidis articuli inferiores 10—13 mm lg.). Spiculae 10.5—12 mm lg. (aristis excluso), 3—4-florae. Glumae 5—6.5 mm lg., 3—5-nerviae, anguste lanceolatae, acutae, apice in mucronem ad 2 mm lg. transeuntes, inferior lemmate accumbente subduplo brevior. Rachidis articuli brevissime aculeolati. Lemmata 9—10.5 mm lg., anguste lanceolata, dorso aculeolis brevibus sparsis tecta, apice aristam tenuem rectam 5—8 mm lg. gerentia. Paleae lemmatis aequales, secus carinas dense aculeolatae, inter carinas glabrae et leves. Antherae 2.1—2.8 mm lg.

Typus: Prov. Amurensis, distr. Zeja, in viciniis pag. Novo-Vysokoje, in querceto, 19 VIII 1971, S. Schlotgauer (VLA).

Affinitas. A speciebus affinibus *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel. et *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel. spiculae rachide brevissime aculeolata (non pilosa), glumis angustioribus et acutioribus, lemmatis sparse et breviter aculeolatis et spicis tenuioribus differt.

Отличается от *E. macrourus* и *E. jacutensis* очень коротко шиповатой осью колоска, более узкими и острыми колосковыми чешуями, шероховатыми (а не волосистыми) нижними цветковыми чешуями и более тонкими колосьями, а также отличается очень существенно по условиям обитания: встречается в дубняках и среди кустарников на склонах. Пока известен лишь из классического местонахождения в Амурской обл. — близ сел. Ново-Высокое Зейского р-на.

Hierochloë ochotensis Probat. sp. nov. — Planta 28—40 cm alta, rhizomatis longis sat crassis. Culmi erecti, firmi. Vaginae foliorum totum vel subtotum sparse pilosae; laminae 3—5 mm lt., planae, supra breviter pilosae; ligulae foliorum superiorum 1.5—2 mm lg. Paniculae 4—6 cm lg. et 1.5—3.5 cm lt. Spiculae 4.5—6 mm lg., glumae membranaceae, albescentes vel flavescentes, lemmatis longiores. Lemmata florum masculorum 3.8—4.3 mm lg., flavescenti-fusca, nitentia, vulgo inermia (sine arista), levia, sed in parte superiore brevissime aculeolata; callus glaber. Antherae 1.3—2.3 mm lg. 2n=56.

Typus: Prov. Magadan, 4 km a pag. Ola versus urb. Magadan, declivitas schistosa terrassae litoralis, 18 VII 1972, n° 3625, N. Probatova (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. Haec species inter species *H. sibirica* (Tzvel.) Czer. et *H. sachalinensis* (Printz.) Worosch. intermedia est; probabiliter hybridogena. A speciebus his vaginis sparse pilosis et longitudine spiculorum differt. A specie alia *H. kamtschatica* (Probat.) Probat. comb. nov. (*H. glabra* Trin. ssp. *kamtschatica* Probat. 1976, Новости сист. высш. раст. 13 : 38) spiculis majoribus, vaginis pilosis et numero chromosomato (2n=56) differt.

Этот вид занимает промежуточное положение между *H. sibirica* и *H. sachalinensis*, отличаясь от них рассеянным опушением влагалищ листьев и промежуточными по длине колосками; колосковые чешуи, как и у *H. sachalinensis*, превышают по длине цветки, но 2n=56 (как у *H. sibirica*). *H. ochotensis*, вероятно, представляет собой результат поглощения реликтовых материковых популяций преимущественно островного вида *H. sachalinensis* континентальным *H. sibirica*. От *H. kamtschatica* (сформировавшегося, вероятно, аналогичным путем) этот вид отличается более крупными колосками и в особенности крупными колосковыми чешуями, заметно волосистыми влагалищами всех или почти всех листьев, а также числом хромосом (у *H. kamtschatica* 2n=42). Распространен на Охотском побережье материка и в северной части Приморского края.

Обитает на щебнистых приморских склонах и приморских лугах, реже — на приречных галечниках.

2n=56: Магаданская обл., 4 км от пос. Ола к Магадану, щебнистый склон морской террасы, 18 VII 1972, № 3625, Н. Пробатова (тип!).

×Leymotrigia pacifica Probat. sp. hybr. nov. (*Leymus mollis* (Trin.) Hara× *Elytrigia repens* (L.) Nevski). — Inter species *Leymus mollis* et *Elytrigia repens* intermedia est; a prima spicis laxioribus subnutantibus, spiculis solitariis distantibus, laminis planis, nervis supra parum prominentibus et rhizomatis tenuioribus, a secunda laminis longioribus et rigidioribus, spicis longioribus, spiculis majoribus, glumis et lemmatis plus minusve pubescentibus differt.

Typus: Regio autonoma Korjakensis, distr. Oljutorskij, sinus Korf, prope pag. Tilitschiki, declivitas schistosa terrassae litoralis, 2 IX 1970, № 2906, N. Probatova (VLA).

Габитуально, а также по длинным колосьям и длинным жестким пластинкам листьев, крупным колоскам, более или менее опушенным колосковым и нижним цветковым чешуям гибрид более сходен с *Leymus mollis*, но колосья очень рыхлые, слегка наклоняющиеся, колоски на их оси расставленные, в узлах одиночные, пластинки листьев плоские, сверху с мало выдающимися ребрами, корневища сравнительно тонкие, как у *Elytrigia repens*. Пыльники 1.5—1.7 мм дл. Гибрид, вероятно, стерильный, но растения могут существовать, размножаясь посредством длинных корневищ. Описан с зал. Корфа (близ пос. Тиличики) и пока известен только из единственного местонахождения. В Северной Европе встречается аналогичный гибрид *Leymus arenarius* (L.) Hochst.×*Elytrigia repens*=×*Leymotrigia bergrothii* (Lindb. fil.) Tzvel. (Цвелев, 1964).

Poa tzvelevii Probat. sp. nov. — Planta 15—25 (30) cm alta, griseo-viridis; innovationes prope basin foliorum emortuorum vaginis stramineis cingentes. Culmi tenues, erecti, in internodio superiore leviter scabri; nodus supremus prope culmorum basin positus. Vaginae scabrae; laminae 0.5—1.7 mm lt., convolutae (innovationum vegetativarum saepe setaceo-convolutae), scabrae; ligulae foliorum superiorum 2—2.3 mm lg., foliorum innovationum vegetativarum 1.5—2 mm lg. Paniculae 3—5.5 cm lg., ramulis tenuibus appressis; ramuli inferiores longitudine paniculae 3—5-plo breviores. Spiculae 4—5.6 mm lg., 2—3-florae, brunneo-lilacinae. Glumae 2.7—4 mm lg., acutae, secus carinam scabrae. Rachillae articuli breviter rigidiusculo-pilosi. Lemmata 3.3—4.2 mm lg., lanceolata, secus carinam in dimidio longitudinis a basi, secus nervum submarginalium prope basin leviter pilosa, inter nervos glabra et levia, prope apicem scabriuscula, callo dorso leviter flexuoso-piloso. Paleae secus carinam spinulosae, inter carinam glabrae et leves, vel leviter scabrae. Antherae 1—1.3 mm lg.

Typus: Prov. Magadan, distr. Srednekansk, 50—60 km ad boreali-orientem versus a pag. Sejmczan, rivulum Ognennyj, in lapidosis, 4 VIII 1975, M. Mazurenko (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. A specie proxima *P. kolymensis* Tzvel. lemmatis (cum callo) pilosis et antheris minoribus differt.

По-видимому, близок к *P. kolymensis*, но отличается нижними цветковыми чешуями, опушенными по жилкам в нижней части и на каллусе, а также более мелкими пыльниками (у *P. kolymensis* нижние цветковые чешуи вместе с каллусом голые и пыльники 1.3—1.8 мм дл.). Описан из Магаданской обл. — район пос. Сеймчан, известен также из бассейна р. Яны. Оба вида — *P. tzvelevii* и *P. kolymensis* — обитают в каменистых тундрах и на щебнисто-мелкоземистых склонах в гольцовом и подгольцовом горных поясах в южной части Магаданской обл. (диплоид *P. kolymensis* недавно был обнаружен также в Аяно-Майском р-не Хабаровского края, на горе Топко — VLA). Мы считаем, что эти виды принадлежат к особой секции рода *Poa* L., описание которой приводим ниже.

Poa L. sect. Kolymenses Probat. sect. nov. — Plantae perennes, dense caespitosae, innovationibus abbreviatis vegetativis numerosis. Culmi leviter scabri. Vaginae foliorum caulinorum $^1/_4$—$^1/_6$ longitudinis a basi concrescentes. Paniculae ramuli valde scabri. Lemmata 5-nervia, glabra vel leviter pilosa. Paleae secus carinam scabrae.

Typus: *Poa kolymensis* Tzvel.

Тип секции — *P. kolymensis* — при первоописании сближали с западноамериканскими видами из группы *Epiles* (Юрцев, Цвелев, 1972), у которых колоски также совершенно лишены опушения, а позднее — с *P. abbreviata* R. Br. (секция *Abbreviatae*), наконец, — с кавказским высокогорным видом *P. primae* Tzvel. (секция *Macropoa*). Мы считаем, что два рассмотренных выше вида представляют собой небольшую колымско-приохотскую группу, которую допустимо сближать не только с арктоальпийской циркумполярной группой — секцией *Abbreviatae*, но и с преимущественно восточно-средиземноморской секцией *Macropoa* (*P. densa* Troitzky).

Poa beringiana Probat. var. vivipara Probat. var. nov. — A *P. beringiana* var. *beringiana* spiculis viviparis differt.

Typus: Kamtschatka, distr. Elisovo, mons Glinjanaja prope pag. Korjaki, in declivitatis parte superiore, 1000 m s. m., ad nives, 24 VIII 1969, N. Trulevicz, L. Plotnikova, V. Dvorakovskaja (VLA, isotypus — MHA).

Poa abbreviata R. Br. var. jordalii (A. Pors.) Probat. comb. nov. — *P. jordalii* A. Pors. 1965, Canad. Field Nat. 79, 2 : 82. — *P. abbreviata* ssp. *jordalii* (A. Pors.) Hult. 1973, Bot. Not. (Lund), 126, 4 : 468.

Poa glauca Vahl var. pekulnejensis (Jurtz. et Tzvel.) Probat. comb. nov. — *P. pekulnejensis* Jurtz. et Tzvel. 1980, Бот. журн. 65, 10 : 1465.

Poa hartzii Gand. var. vrangelica (Tzvel.) Probat. comb. nov. — *P. vrangelica* Tzvel. 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 37.

Elymus pendulinus (Nevski) Tzvel. var. brachypodioides (Nevski) Probat. comb. nov. — *Roegneria brachypodioides* Nevski, 1934, Фл. СССР, 2 : 617. — *Elymus pendulinus* ssp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvel. 1972, Новости сист. высш. раст. 9 : 60.

ЛИТЕРАТУРА

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Agrostis* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1278—1287. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. в СССР (*Poaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1252—1261. — *Цвелев Н. Н.* Род *Leymus* Hochst. — В кн.: Арктическая флора СССР, вып. 2. Л.: Наука, 1964, с. 249—255. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Юрцев Б. А., Цвелев Н. Н.* Новые таксоны из Северо-Восточной Азии. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 6, с. 644—647.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра АН СССР,
Владивосток.

Получено 17 V 1983.

УДК 005 : 576.16 : 582.974 (571.6)

Бот. журн., т. 69, № 2

О. А. Непомнящая

О НОВОМ ВИДЕ РОДА *ADOXA* (*ADOXACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

O. A. NEPOMNYASHCHAYA. ON A NEW SPECIES OF THE GENUS *ADOXA* (*ADOXACEAE*) FROM THE FAR EAST

Приводятся описание, рисунки, сведения о местонахождении нового для науки вида *Adoxa orientalis* с территории Дальнего Востока, дается его сравнительная характеристика с *A. moschatellina*.

При изучении морфологической изменчивости *Adoxa moschatellina* L., произрастающей на территории СССР, в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР было обнаружено интересное растение, определенное при сборе как *A. moschatellina*. Это растение было собрано А. П. Архангельской во время экспедиции Прохорова в Амурскую обл. в 1912 г. Собрали его в районе Зее-пристани (ныне г. Зея) около метеостанции Пикань по берегу

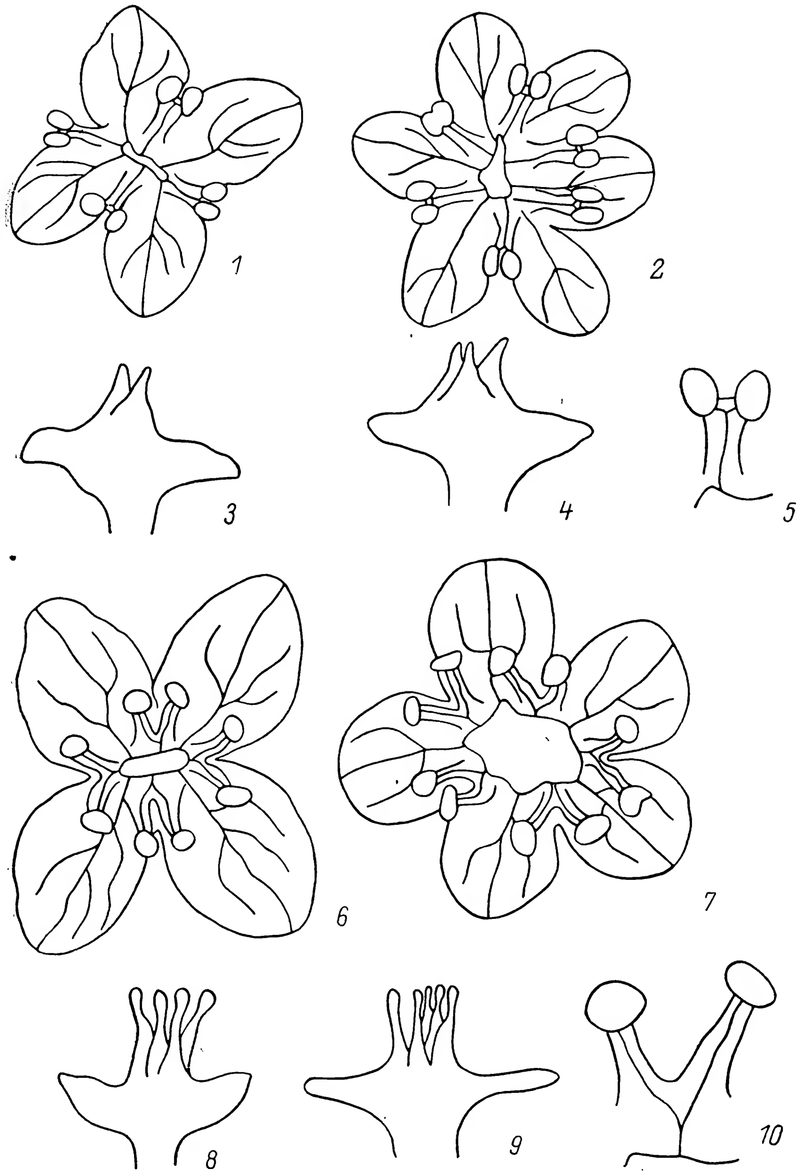


Рис. 1. Строение генеративных органов *Adoxa orientalis* и *A. moschatellina.*

A. orientalis: *1* — верхушечный цветок, *2* — боковой цветок, *3* — гинецей верхушечного цветка, *4* — гинецей бокового цветка, *5* — тычинка. *A. moschatellina*: *6* — верхушечный цветок, *7* — боковой цветок, *8* — гинецей верхушечного цветка, *9* — гинецей бокового цветка, *10* — тычинка.

ручья, на кочках. Это зейское растение, по нашим наблюдениям, имеет целый ряд интересных морфологических отличий от *A. moschatellina*, широко распространенного в пределах всей Евразии, в том числе и на востоке нашей страны. Отличия оказались достаточными для выделения указанного растения в качестве нового вида рода *Adoxa* L. (рис. 1, 2). Ниже приводятся описание нового вида и его сравнительная характеристика с *A. moschatellina.*

Adoxa orientalis Nepomnjasczaja sp. nov. — Herba perennis, glabra. Rhizoma breve, albidum, repens, apice squamulis obtectum. Folia radicalia rosulantia 1—2, petiolata, petiolis 5—6 cm longis, ternata, foliolis trilobis, lobis orbicularibus latis obtusis, petiolulatis, petiolulis atro-viridibus 1.5 mm latis 4—5 mm longis. Caules floriferi recti, 11—14 cm alti, medio vel supra medium foliis duobus oppositis ternatisectis, segmentis latis obtusis haud profunde trilobis, petiolis 7—13 mm longis et 1.5—2.5 mm latis distincte alatis, alis viridibus per totam longitudinem decurrentibus. Inflorescentia capituliformis,

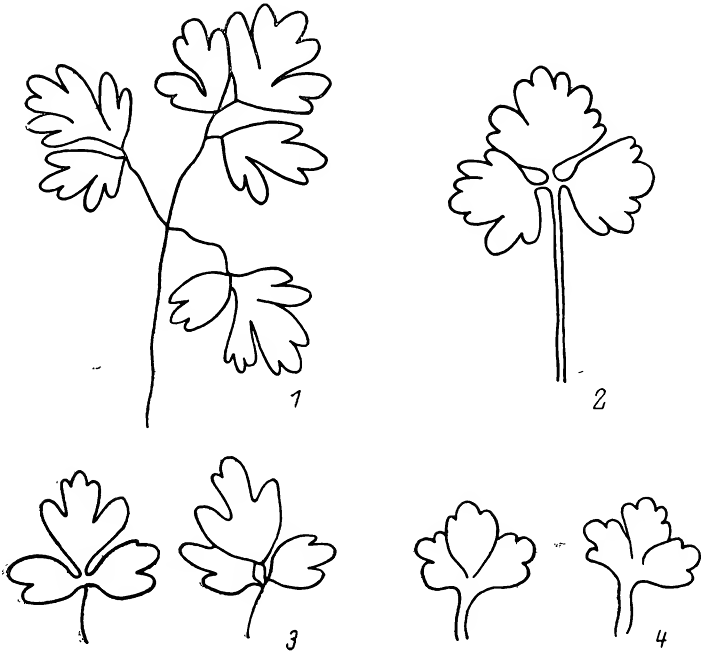


Рис. 2. Строение вегетативных органов *Adoxa orientalis* и *A. moschatellina*.

Adoxa moschatellina: *1* — лист прикорневой розетки, *3* — листья стебля; *A. orientalis*: *2* — лист прикорневой розетки, *4* — листья стебля.

laxa, 5—7—9-flora. Flores apicales pedicellati, pedicellis ad 1 mm longis, laterales longius pedicullati, pedicellis 1.5—2 mm longis. Flores laterales trimeri. Calyx trilobus. Corolla rotata, sexpetalata, basi omnium petalorum nectariis digitiformibus praedita. Stamina 6, petalis alternantia, basi eorum adnata, filamentis omnino (interdum etiam antheris inclusis) connatis. Antherae uniloculares. Gynoeceum tricarpellatum. Stylodia 3, libera, brevia. Flos apicalis unus, dimerus, sepalis duobus, petalis quattuor, staminibus quattuor, filamentis connatis. Gynoeceum dicarpellatum, stylodiis duobus liberis. Petala florum apicalium et lateralium venis ramosis percursa. Fructus non vidi.

Typus: Prov. Amurensis, portus Zea, statio meteorologica Pikanj, ad ripam rivuli, in grumulis, 30 V 1912, № 59, A. P. Archangeljskaja (LE).

Affinita. Species nostra *A. moschatellinae* L. affinis est, a qua foliis radicalibus ternatis (nec biternatis), petiolulis foliolorum latis, eis *A. moschatellina* 5—6-plo brevioribus, petiolo folii caulini 1.5—2.5 (nec 0.5—0.7) mm lato, manifeste alato, alis viridibus per totam eius longitudinem decurrentibus, inflorescentia laxiore, floribus lateralibus omnino trimeris (nec calyce trimero, floris partibus ceteris pentameris), flore apicali dimero, sed carpellis 2 (nec 4) praedito, stylodiis gynoecei duplo brevioribus, necnon filamentis omnino (interdum etiam unacum antheris) concretis (nec disjunctis) differt.

Многолетнее голое травянистое растение. Корневище короткое, беловатое, ползучее, с маленькими чешуйками на верхушке. Листья прикорневой розетки в числе одного-двух, на черешках длиной 5—6 см, тройчато-сложные; каждый листочек сложного листа трехлопастной; лопасти округлые, широкие, тупые; листочки расположены на широких (1.5 мм шир.) и коротких (4.5 мм дл.) темно-зеленых черешочках. Цветоносные стебли прямые, 11—14 см выс., на середине или выше с двумя супротивными тройчато-рассеченными листьями. Каждый сегмент стеблевого листа широкий, тупой, слегка (неглубоко) трехлопастной. Черешки стеблевых листьев 7—13 мм дл. и 1.5—2.5 мм шир. с хорошо выраженными, зелеными, низбегающими по всей длине черешка крыльями. Соцветие — рыхлая головка из 5—7—9 цветков. Верхушечные цветки расположены на цветоножках до 1 мм дл., боковые — 1.5—2 мм дл. Боковые цветки трехмерные. Чашечка трехлопастная. Венчик колесовидный, шестилепестный; в основании каждого лепестка имеются пальчатовидные нектарники. Между лепестками располагаются 6 приросших к их основанию тычинок. Тычиночные нити полностью срастаются, в некоторых случаях срастаются даже и пыльники. Пыльники одногнездные. Гинецей из трех плодолистиков. Стилодиев 3, они свободные, короткие. Верхушечный цветок один, двумерный: он имеет 2 чашелистика, 4 лепестка, 4 тычинки также со сросшимися нитями. Гинецей из двух плодолистиков, с 2 свободными стилодиями. Лепестки верхушечных и боковых цветков имеют разветвленные жилки. Плод не видела.

Тип: Амурская обл., Зея-пристань, метеостанция Пикань, берег ручья, на кочках, 30 V 1912, № 59, А. П. Архангельская (LE).

Родство. Новый вид близок *A. moschatellina* L., но в отличие от него имеет тройчато-сложные (а не дважды тройчато-сложные) листья прикорневой розетки, листочки которых располагаются на широких, в 5—6 раз более коротких, чем у *A. moschatellina*, черешках. Черешок листа стебля 1.5—2.5 (а не 0.5—0.7) мм шир., с хорошо выраженными зелеными низбегающими по всей длине черешка крыльями. Соцветие более рыхлое, боковые цветки в нем полностью трехмерные (а не с трехчленной чашечкой и пятичленными остальными кругами цветка), верхушечный цветок двумерный, как у *A. moschatellina*, но с 2 (а не с 4) плодолистиками; стилодии в гинецее у нового вида в 2 раза короче, чем у *A. moschatellina*; тычиночные нити полностью сросшиеся (а не раздельные), иногда почти срастаются даже пыльники.

Ленинградский государственный педагогический институт.

Получено 16 V 1983.

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 2

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.44 : 582.542.1(437.2)

M. Toman. Die Gesellschaften der Klasse Festuco-Brometea im westlichen Teil des böhmischen Xerothermgebietes. Teil 1—3. — Feddes Repertorium, Band 92,4 (303—332), 5—6 (433—498), 7—8 (569—601). Berlin: Akademie—Verlag, 1981. (**М. Томан. Сообщества класса Festuco-Brometea в западной части Богемской ксеротермической области.** 1981)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA, Z. M. NAZIROVA. *M. TOMAN.* COMMUNITIES OF FESTUCO-BROMETEA CLASS IN THE WESTERN PART OF THE BOHEMIAN XEROTHERMIC DISTRICT. 1981

Серия из трех статей, опубликованная в журнале «Feddes Repertorium», имеет общий объем 165 с., значительная часть которого приходится на многочисленные таблицы, набранные очень плотно. Таким образом, и по объему, и, как будет показано ниже, по содержанию работа M. Toman должна рассматриваться как компактная монография о степях Богемии. Работа представляет для советского читателя двоякий интерес. С одной стороны, интересно познакомиться со степями ЧССР, которые при некоторых отличиях от степей европейской части СССР имеют и общие черты. Это позволяет проследить поведение многих известных нам степных и луговых видов в условиях значительно менее выраженной континентальности, которая снимает столь присущую степям СССР пестроту экологического спектра за счет совмещения групп видов с разным отношением к увлажнению. Рассматриваемые как характерные для высших синтаксонов класса Festuco—Brometea *Brachypodium pinnatum* и *Pimpinella saxifraga*, на территории Восточной Европы и за Уралом ведут себя совсем иначе и сочетаются с типичными луговыми видами, рассматриваемыми как характерные для синтаксонов Molinio—Arrhenatheretea.

С другой стороны, интересны теоретико-методическая сторона описанной синтаксономии, объем ассоциаций и союзов, степень их диагностических различий, уровень гомогенности внутри ассоциаций и т. д.

Все это послужило поводом для написания настоящей рецензии, значительную часть которой занимает анализ синтаксономических таблиц.

Общая структура работы выглядит следующим образом. В первой ее части описано расчленение Богемской ксеротермической области на 5 округов: Северобогемский лесостепной, Эльфская низменность—Докси, Хорице—Бидчов, Среднегорье Миллешауэр, Влтава—Бероун. Сообщества степей распространены по преимуществу в округах Северобогемском лесостепном, Среднегорье Миллешауэр и Влтава—Бероун, причем степей на равнине почти нет и все они часто в нарушенном состоянии сохранились по склонам, гребням и межгорным долинам. Развитию степных сообществ способствуют южные экспозиции и карбонатные породы. Почвы под степными сообществами — черноземы разной степени выраженности, мощности гумусового горизонта и скелетности.

Первая часть завершается общей характеристикой распространения сообществ класса Festuco—Brometea в Богемии. По Алехину (1951),[1] описанные степи должны рассматриваться как северные или луговые. Все они отнесены к порядку Festucetalia valesiacae класса Festuco—Brometea.

Как характерные для класса Festuca—Brometea в Богемии указаны виды *Achillea collina*, *Allium sphaerocephalon*, *Anthyllis vulneraria*, *Asperula cynan-*

---

[1] Цитированные автором работы мы не включили в библиографию к рецензии.

chica, *Aster linosyris*, *Avenochloa pratensis*, *Bothriochloa ischaemum*, *Brachypodium pinnatum*, *Campanula glomerata*, *Carex humilis*, *Cirsium acaule*, *Dianthus carthusianorum*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia cyparissias*, *Koeleria macrantha*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago media*, *Poa angustifolia*, *Polygala comosa*, *Salvia pratensis*, *Sanguisorba minor*, *Seseli annuum*, *Stachys recta* и *Thymus praecox*.

Список характерных видов порядка Festucetalia valesiacae включил *Adonis vernalis*, *Agropyron intermedium*, *Astragalus onobrychis*, *Centaurea stoebe*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Hieracium bauhinii*, *Hypericum elegans* (lok.),[2] *Onobrychis arenaria*, *Potentilla arenaria*, *Pulsatilla pratensis*, *Scabiosa canescens*, *S. ochroleuca*, *Seseli hippomarathrum*, *Thymus marschallianus*, *T. pannonicus*, *Veronica austriaca* (lok.), *V. spicata*.

Порядок подразделен на 2 союза: Festucion valesiacae (характерные виды — *Achillea setacea* (lok.), *Alyssum montanum*, *Artemisia pontica*, *Erysimum crepidifolium*, *Festuca valesiaca*, *Euphorbia seguierana*, *Oxytropis pilosa*, *Silene otites* (lok.), *Stipa capillata*, *S. dasyphylla*, *S. joannis*, *S. pulcherrima*, *Verbascum phoeniceum*, *Veronica prostrata* (lok.), *Viola ambigua*; дифференциальные виды — *Arenaria serpyllifolia*, *Echium vulgare*, *Verbascum lychnitis*) и Cirsio—Brachypodion (характерные виды — *Anemone sylvestris* (lok.), *Cirsium pannonicum*, *Coronilla vaginalis*, *Gentianella ciliata* (lok.), *Helianthemum ovatum*, *Koeleria pyramidata*, *Potentilla heptaphylla*, *Prunella grandiflora*; дифференциальные виды — *Briza media*, *Carex flacca*). Второй союз это по существу остепненные луга в понимании советских фитоценологов или переходы к ним, первый — петрофитные варианты луговых степей. Представленность первого союза несравненно больше, чем второго, и он разбит на 2 подсоюза: Festucenion valesiacae (характерные виды — *Allium montanum* (lok.), *A. strictum*, *Aurinia saxatilis*, *Biscutella laevigata*, *Dianthus gratianopolitanus*, *Dracocephalum austriacum*, *Festuca cinerea*, *F. pallens*, *Fumana procumbens*, *Galium glaucum*, *Lactuca perennis*, *Melica transsilvanica* (lok.), *Minuartia setacea*, *Poa badensis*, *Seseli osseum*, *Thalictrum foetidum*; дифференциальные виды — *Acinos arvensis*, *Jovibarba sobolifera*, *Sedum album*, *S. maximum*, *S. reflexum*) и Astragalo—Achilleenion (характерные виды — *Astragalus austriacus*, *A. danicus* (lok.), *A. exscapus*, *Helictotrichon desertorum*, *Salvia nemorosa*, *Stipa tirsa*; дифференциальный вид — *Convolvulus arvensis*). Первый подсоюз представляет настоящие скальные степи, второй — сообщества несколько более благоприятных эдафических условий с выраженным слоем мелкозема.

В рамках этих союзов и подсоюзов выделены 19 ассоциаций, часть из которых подразделена еще на субассоциации и варианты. Автор располагал почти 2000 геоботанических описаний, однако для характеристики каждой ассоциации и определения константности видов использовал всего по 20 описаний. Таким образом, характерный для метода Браун-Бланке типический отбор мест заложения пробных площадей был как бы усилен отбором описаний, наиболее типично представляющих каждую ассоциацию, причем пропорциональность в среднем составила почти 1 : 5, т. е. приведены именно «ядра» синтаксонов, а их периферические части опущены.

Какова же степень естественности построенной иерархии, насколько постоянно встречаются характерные и дифференциальные виды высших синтаксонов в ассоциациях, как велик объем групп характеристических комбинаций, каков их состав, используются ли в них повторно диагностические виды высших единиц, наконец, какова логика выбора названий синтаксонов? Как известно, специальных пособий, где бы на все эти вопросы были даны исчерпывающие ответы, не существует и нет другой возможности изучить методику и методологию классификации Браун-Бланке, кроме анализа ее результатов.

Приведенные таблицы вполне позволяют дать ответ на все поставленные вопросы и оценить построенную классификацию как один из примеров применения метода Браун-Бланке к трудному (со слабо выраженной дискретностью) объекту.

Составленная синтаксономия показывает, что разные ассоциации характеризуются разным уровнем диагностической обоснованности. Почти половина ассоциаций не имеет своих характерных видов. Так, ассоциация Sedo boloniensis—Allietum montani выделена по характерному виду подсоюза *Festuca pallens*, как правило, в этих условиях доминирующему; ассоциация Sedo acris—Thymetum pannonici — по дифференциальному виду *Sedum acre* и по характерному виду порядка *Thymus pannonicus*; ассоциация Festuco sulcatae—Caricetum humilis — по характерным видам подсоюза *Astragalus exscapus* и класса Bothriochloa ischaemum; ассоциация Potentillo argenteae—Achilleetum setaceae — по дифференциальным видам *Potentilla argentea*, *Trifolium arvense*, а также по двум характерным видам союза *Achillea setacea*, *Veronica prostrata* и др. Число константных видов с постоянством выше 60% более чем в половине случаев не превышает 10, а иногда падает и до 4—6. Основное число характерных и дифференциальных видов подсоюза, союза, порядка и класса встречается с крайне низким постоянством I—II классов, что, видимо, совершенно естественно, так как природе не присуща строгая иерархия, мы вносим ее в природу для удобства, и даже после такого дважды типического отбора желаемую частоту сочетаемости всех диагностических видов получить невозможно. Это позволяет сделать вывод о том, что сопряженность видов характеристических комбинаций высших единиц в системе Браун-Бланке достаточно слабая. При синтаксономическом анализе «работают» критерий отсутствия видов смежных высших единиц и непосредственно прямые экологические наблюдения.

---

[2] lok. — локальный характерный вид.

Физиономически ассоциации могут быть выражены также в разной степени, что связано с экологией доминантов; некоторые ассоциации выделяются по доминанту (Seslerio calcariae—Caricetum humilis, Sedo boloniensis—Allietum montani, Eryngio campestris—Stipetum tirsae), в других случаях в пределах ассоциации может быть несколько доминантов сходной экологии, которые могут содоминировать или доминировать порознь (например, асс. Festuco ovinae—Phleetum boehmeri, Sedo acris—Thymetum pannonici, Festuco sulcatae—Caricetum humilis, Potentillo argenteae—Achilleetum setaceae и др.).

Автор рецензируемой серии статей представляет школу фитоценологов ЧССР, которая ныне может быть оценена как наиболее прогрессивная на пути отхода от догмата характерных видов, что является одним из элементов развития подхода Браун-Бланке.

И в заключение — о возможности использовать систему синтаксонов класса Festuco—Brometea для классификации степей СССР. Такая возможность имеется только для западной части СССР и даже, как недавно показали фитоценологи ГДР, классифицировавшие степи Башкирии (Schubert e. a., 1981), уже в Предуральском районе большинство выделенных ими единиц требует установления новых высших синтаксонов: союзов и порядков.

Рецензируемая статья о классе Festuco—Brometea весьма полезна для советских фитоценологов, которые заняты вопросами классификации степной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Schubert R., *Jäger E. J.*, *Mahn E.-G.* Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 2 Teil: Xerotherme Gebüsche, Xerothermrasen, Ackerunkrautgesellschaften. — Wiss. Z. Univ. Halle, 1981, Bd 30, M, Hf 5, S. 89—113.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова,
З. М. Назирова.

Башкирский государственный, университет,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 30 VII 1982.

Florä des iranischen Hochlands und der umrabmenden Gebirge. — Graz, Austria : Acad. Druck u. Verlagsanstalt / Chefredactor K. H. Rechinger.

(Сложноцветные Иранской флоры)

I. T. VASSILCHENKO. *(A REVIEW). COMPOSITAE* OF THE IRANIAN FLORA

Благодаря неутомимой энергии организатора, главного редактора и одного из основных авторов издания «Иранская флора» K. Rechinger ее публикация близится к завершению. В настоящее время вышло 5 выпусков крупнейшего семейства иранской флоры *Compositae*.

Compositae — Cynareae I. *Cousinia*. Lief. 90, 1 V 1972, 329 p. ic. 184 tab.

Вып. 90 «Иранской флоры» посвящен огромному роду *Cousinia* Cass., обработанному самим Rechinger. Следуя принятому для этого издания плану, автор вначале приводит обширный перечень литературы, касающейся систематики и географии названного рода. Заметим, что в этом списке довольно полно представлены работы ботаников нашей страны, занимавшихся изучением кузиний. Далее Rechinger дает подробную характеристику морфобиологических особенностей рода *Cousinia* и ключ для определения всех видов этого рода, построенный по группе видов (grex в числе 12), что значительно облегчает определение видов. После ключа следует конспект системы рода с приведением всех секций, сюда относящихся, в числе 57, из которых 23 секции описаны автором в качестве новых. Общее число видов, вошедших в данный выпуск, составляет 353, из них 135 видов фигурируют в качестве новых.

Позднее (в вып. 139а, 1979, *Compositae* III. *Cynareae*) Rechinger поместил дополнение к роду *Cousinia*, где он дал скорректированную систему рода, новые местонахождения многих видов, критические замечания, а также описал еще ряд новых видов (частично в соавторстве с M. Koeie).

Таким образом, общее число видов интересующего нас рода в составе иранской флоры достигло 356 (для сравнения отметим, что в пределах СССР, согласно обработке О. В. Черневой, опубликованной в XXVII томе «Флоры СССР» в 1962 г., приведено 272 вида кузинии).

Compositae II. *Lactuceae*. Lief. 122, juni 1977, 352 p. ic. 104 tab. Триба *Lactuceae* (син. *Cichoriaceae*) обработана Rechinger при участии J. Van-Soest, H. Lack и других ученых. В данный выпуск вошло 32 рода и 425 видов, распределенных по 5 подтрибам.

Наиболее крупным родом трибы является род *Taraxacum* (91 вид), обработанный известным специалистом этого рода Van-Soest. Среди этих видов два описаны как новые и 29 видов оказались эндемиками (т. е. почти 30% от общего числа видов данного рода, вошедших в вып. 122). Вторым по объему родом оказался род *Scorzonera* с 66 видами; среди них 19 новых видов, описанных Rechinger частично в соавторстве с другими авторами выпуска, и 34 эндемика (более 50% от общего числа видов). Довольно обширным является род *Tragopogon* — 37 видов, среди которых Rechinger привел 9 новых видов и 19 эндемиков (т. е. также 50% от общего числа видов). Весьма интересно отметить обилие пурпурово- или фиолетовоцветковых видов данного рода — их насчитывается 13, да еще имеется ряд видов с окрашенными лишь снаружи краевыми цветками. Довольно неожиданным оказался результат обработки рода *Crepis*: в его составе 34 вида, распределенных по 13 секциям, среди них 17 эндемиков (автор Lack). Даже в таком сравнительно небольшом роде, как *Chondrilla* (автор Lack), представленном на территории, охватываемой «Иранской флорой», всего 7 видами, 5 видов указаны в качестве эндемиков и один описан как новый. В то же время в роде *Hieracium* (18 видов) новые виды и эндемики не обнаружены. Следует отметить, что при обработке трибы *Lactuceae* авторы выпуска хорошо использовали советскую ботаническую литературу, касающуюся этой трибы, в частности и при трактовке объема рода и вида.

Compositae III. *Cynareae*. Lief. 139а, october 1979, 230 p. 260 tab. et tab. 261—276 ic. color. Авторы: Rechinger, M. Dittrich, F. Petrak, G. Wagenitz.

В выпуске содержится характеристика 49 родов и 244 видов (включая и виды *Cousinia* — новые и дополнительно приведенные в тексте), располагающихся в трибах *Echinopeae*, *Carlineae*, *Cardueae—Carduinae* и *Cardueae—Centaureinae*.

Триба *Echinopeae* обработана Rechinger в составе двух родов: *Echinops* (76 видов) и *Acantholepis* (1 вид). В числе видов *Echinops* имеется 8 новых, а 65 являются эндемиками. В трибе *Carlineae* мы находим 8 родов (в том числе монотипный род *Cousiniopsis*, в свое время описанный С. А. Невским, 1937) и ряд мелких родов, среди которых лишь в роде *Xeranthemum* приведено 4 вида. Остальные роды представлены 1—2 (3) видами.

Триба *Cardueae* разделена на две подтрибы: *Carduinae* и *Centaureinae*. В подтрибе *Carduinae* 22 рода (включая и дополнения по роду *Cousinia*). Наиболее крупными родами здесь являются *Jurinea* в составе 37 видов (в их числе даны 3 новых вида и 29 эндемиков), *Cirsium* (36 видов, из них 6 эндемиков) и *Saussurea* (17 видов, из них 5 эндемиков). Следует сказать, что в данной обработке сохранены все роды, принятые в советской ботанической литературе и описанные нашими авторами (*Cousiniopsis* Nevski, *Lipskyella* Juz., *Polytaxis* Bunge, *Pilostemon* Iljin, *Nikitinia* Iljin, *Olgaea* Iljin). В данном выпуске широко использована наша систематическая литература (например, по роду *Saussurea* и др.), как впрочем и в других выпусках, посвященных сем. *Compositae*. Выпуск богато иллюстрирован черно-белыми фотографиями растений, выполненными безукоризненно, а также превосходными цветными фотографиями растений в их естественных местообитаниях. Ряд этих цветных иллюстраций является прямо-таки художественными произведениями табл. 273 — *Cirsium aitchisonii* Boiss.).

Compositae III. *Cynareae*. Lief. 139b, april 1980, p. 230—486, 277—424 tab.

В этом выпуске помещена обработка представителей подтрибы *Centaureinae*. Выпуск составили Rechinger, Dittrich, Petrak и Wagenitz.

Самым крупным родом здесь является *Centaurea* (автор Wagenitz), куда входит более 90 видов, из которых 7 описаны автором как новые, а 38 видов — эндемики. Автор — известный специалист по сем. *Compositae* — дал обстоятельный обзор морфобиологических особенностей рода, ключ для определения видов, построенный по группам (grex), и изложил систему рода. Относительно крупным родом подтрибы является и *Saussurea* в объеме 15 видов (в том числе 2 новых вида и 7 эндемиков). Прочие роды представлены небольшим числом видов (*Rhaponticum* — 4, *Tricholepis* — 6). Некоторые роды монотипны, как, например, весьма интересный род *Karvandarina*, описанный Rechinger, и др. Трактовка родов очень близка к таковой, принятой в соответствующих томах «Флоры СССР».

Compositae IV. *Inuleae*. Lief. 145, april 1980, 140 p., 128 tab. Авторы: E. Georgianov, Lack, H. Merxmüller, Rechinger и Wagenitz.

В трибу *Inuleae* включены 34 рода и 143 вида сем. *Compositae*. Большинство родов — мелкие, представленные немногими (1—3) видами. Более крупными по числу видов являются роды *Anaphalis* (10 видов, из них 1 новый, 4 эндемичных), *Helichrysum* (20 видов, в том числе 9 эндемичных), *Inula* (23 вида, из них 3 эндемичных), *Pentanema* (12 видов, в том числе 2 новых и 7 эндемиков). Интересно, что в родах *Gnaphalium* (8 видов), *Pulicaria* (7 видов) не обнаружено новых видов, эндемики отсутствуют, а, например, небольшой род *Grantia* представлен 3 видами — все они эндемичны. Род *Platychate* представлен 6 видами (из них 5 эндемики). Вып. IV иллюстрирован 128 таблицами, хорошо исполненными фотографиями видов трибы. Заслуживает внимания, что в этом выпуске сохранен род *Codonocephalum* Fenzl, а род *Limbardia* Adans. отнесен в род *Inula* в ранге секции, представленной одним весьма оригинальным видом *Inula salsoloides* (Turcz.) Ostenf. (=*Iphione radiata* Benth.).

Compositae V. *Astereae*. Lief. 154, juni 1982, p. 70, 76 tab. Авторы: A. Grierson et K. Rechinger. В выпуск вошли сведения о 16 родах и 61 видах. Наиболее крупным здесь является род *Psychrogeton*, представленный 19 видами, в том числе 2 вида новых и 11 эндемиков. Второе место занимает род *Erigeron* с 15 видами (в том числе 6 новых видов и 7 эндемиков). В выпуске род *Erigeron* принят в расширенном понимании с включением в качестве подрода рода *Trimorpha* Cass. С другой стороны, ряд видов, ранее относившихся к роду *Erigeron*, Rechinger отнес к другим родам (*Chamaegeron* Grier., *Psychrogeton* Boiss., *Conyza* Less.).

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 I 1983.

Исправление к статье **Т. Н. Наумовой, М. Т. М. Виллемсе «Ультраструктурные аспекты нуцеллярной полиэмбрионии у *Sarcococca humilis (Buxaceae)*. Деление инициальной клетки и нуцеллярные проэмбрио»**, опубликованной в Ботаническом журнале (1983, т. 68, № 9).

На рис. 3 (с. 1188—1191) неправильно расположены детали. Следует читать так:

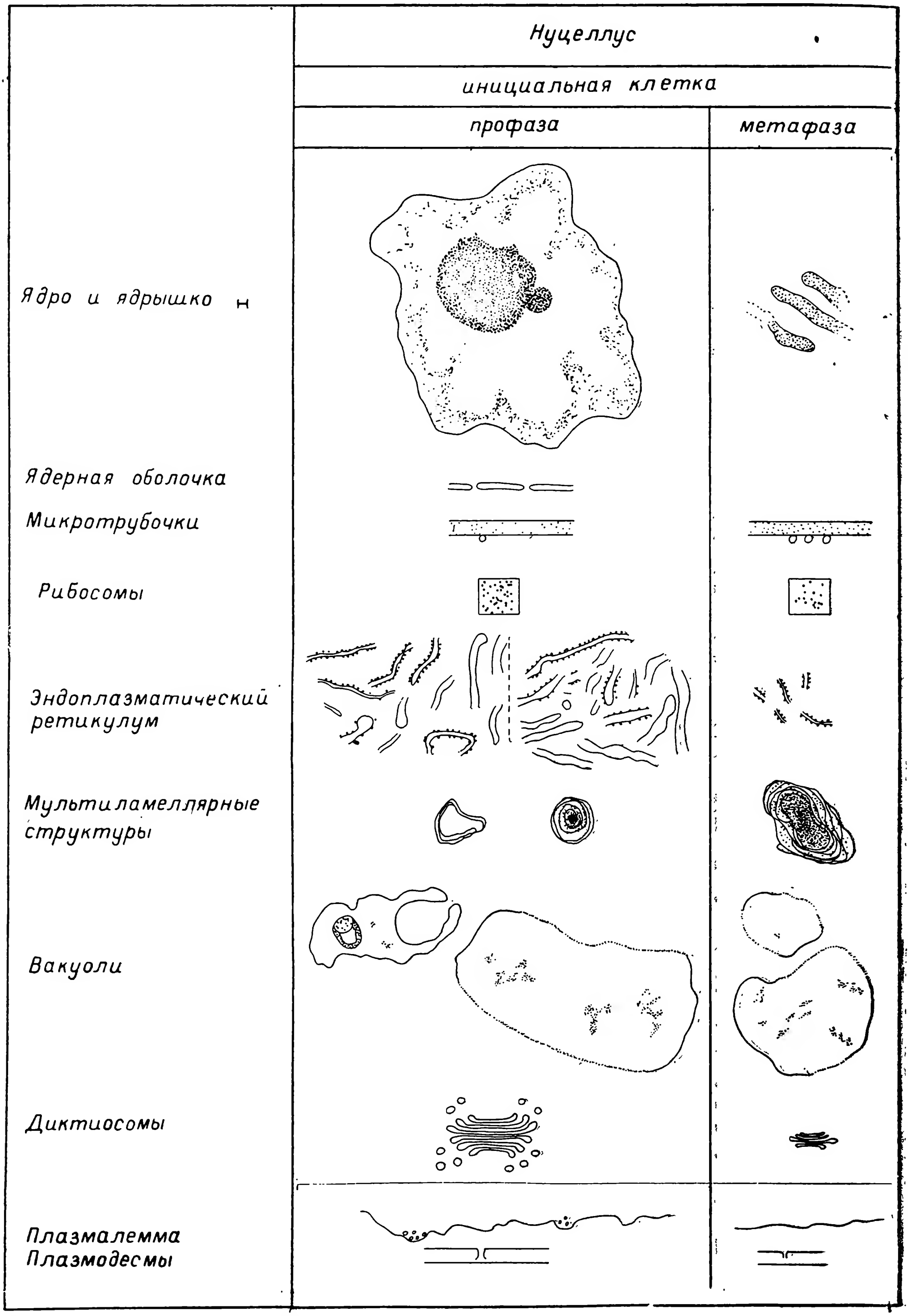


Рис. 3. Ультраструктурная характеристика инициальных клеток и нуцеллярных проэмбрио *Sarcococca humilis*.

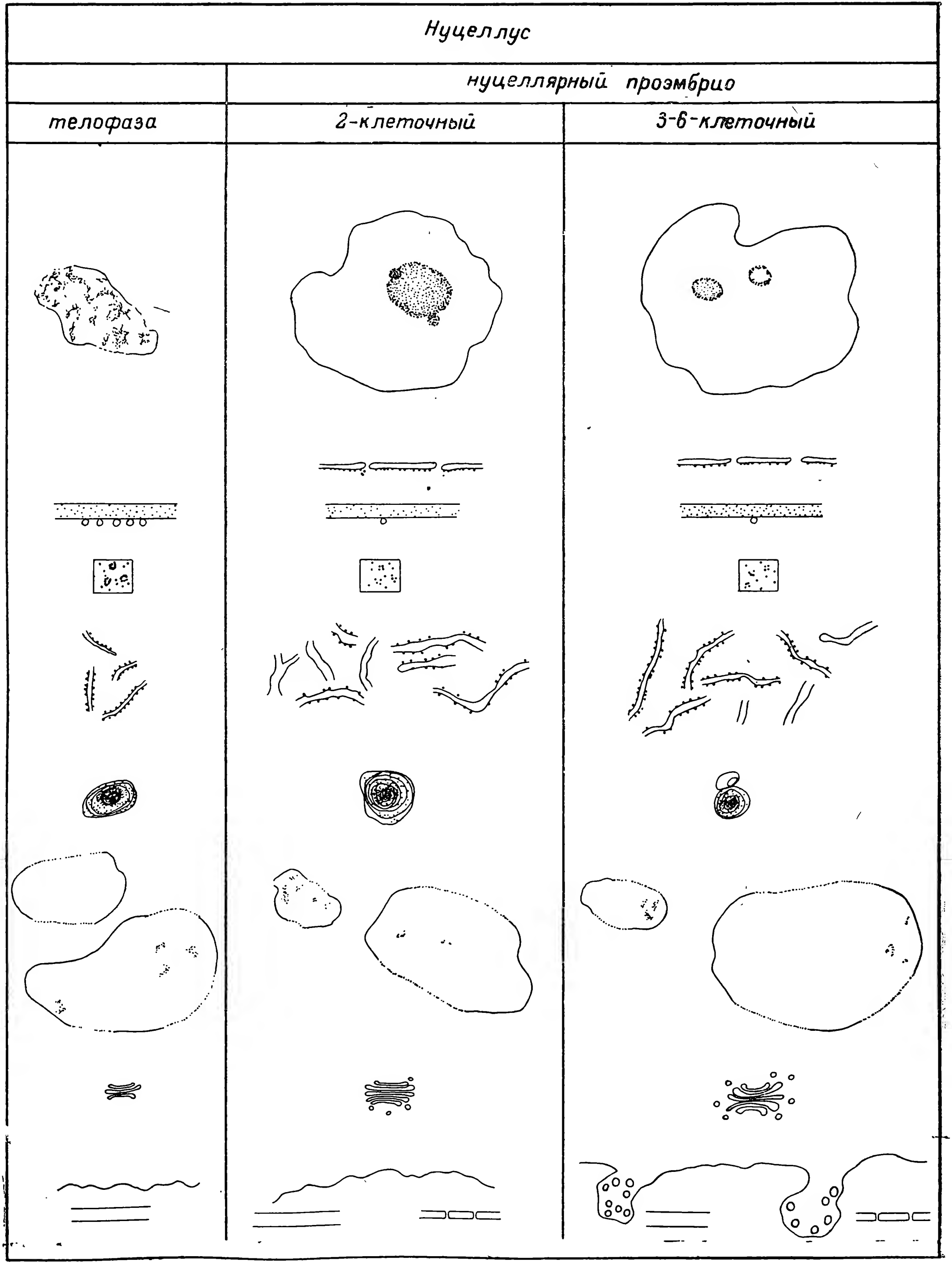


Рис. 3 (*продолжение*)

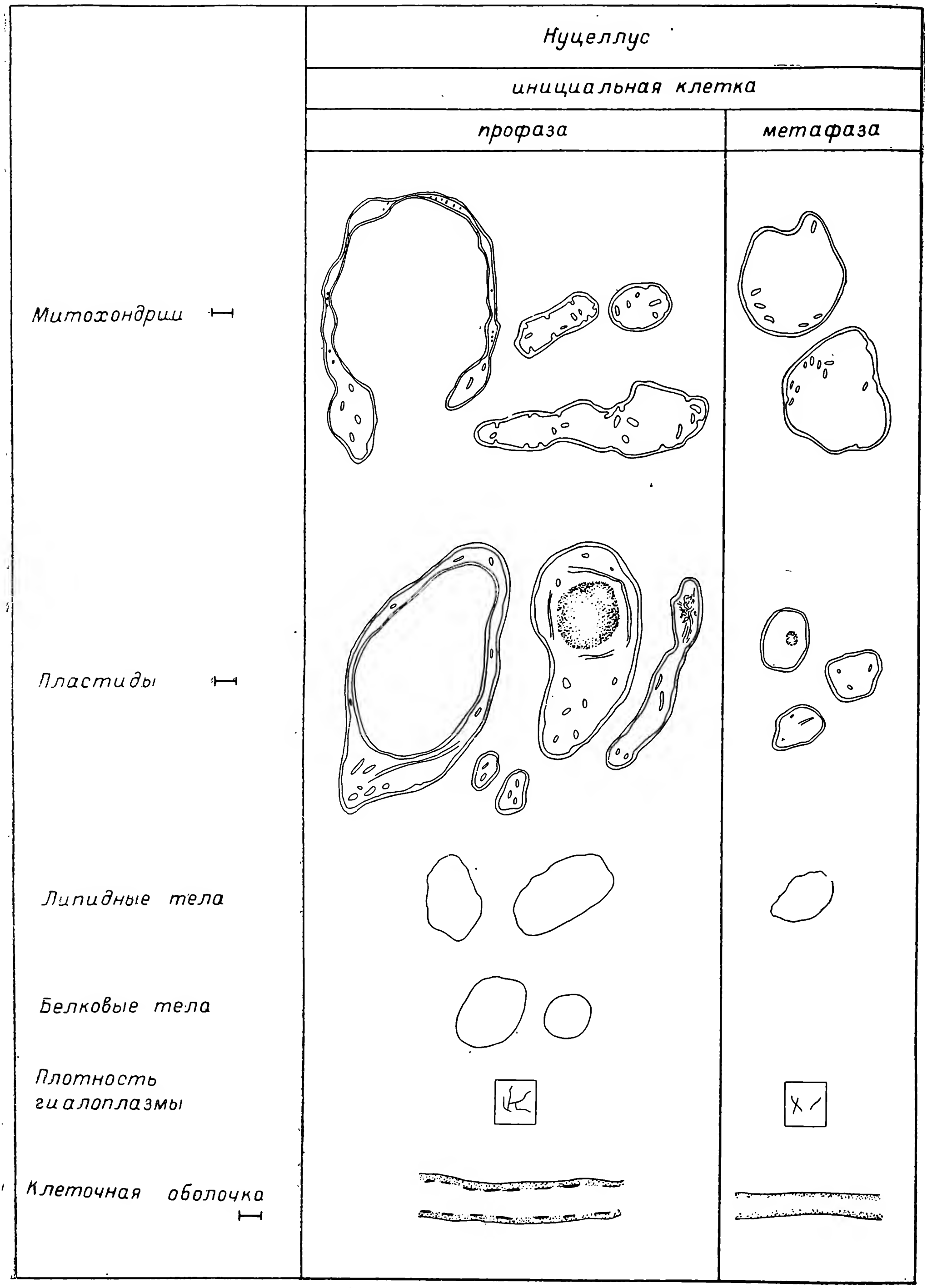


Рис. 3 (*продолжение*)

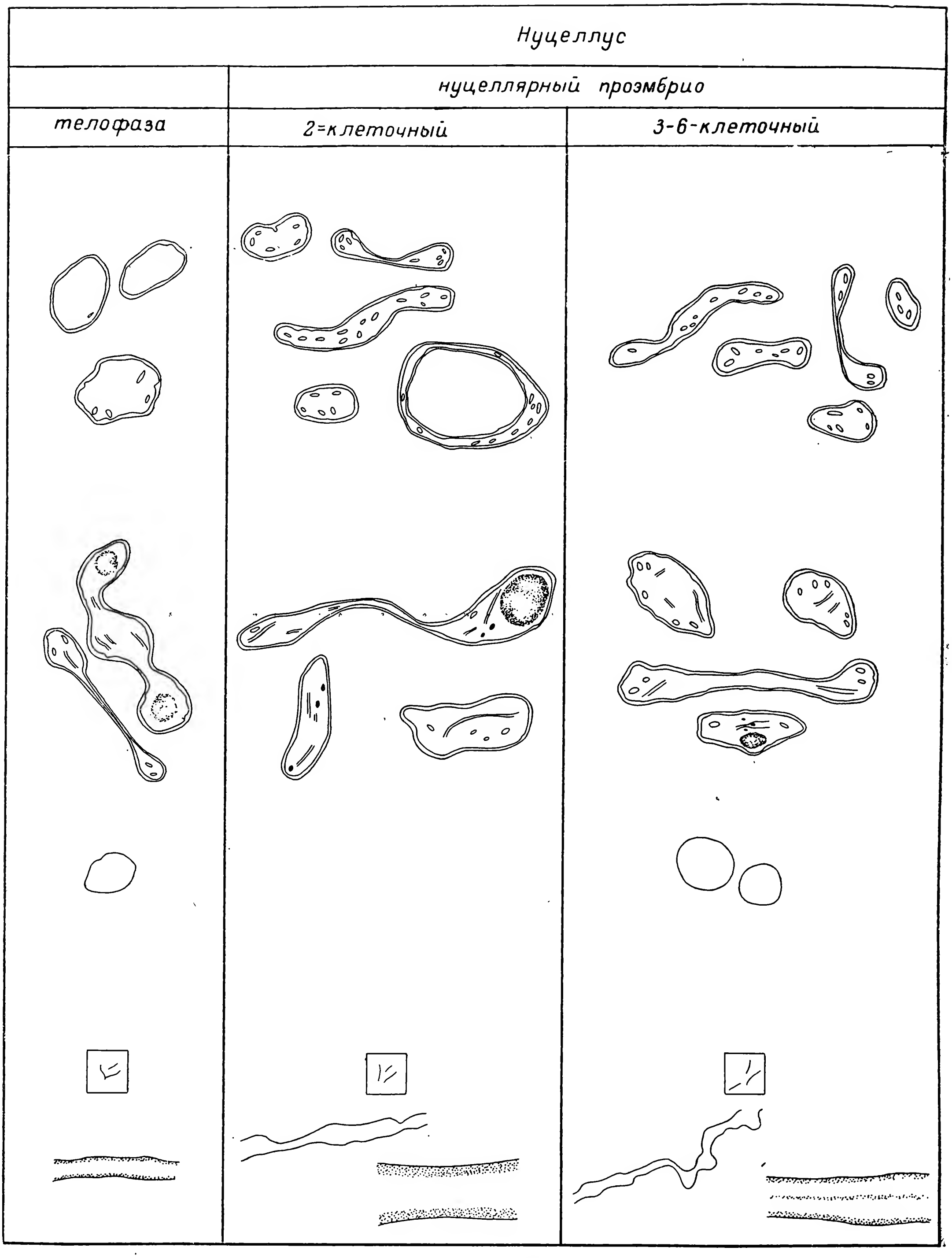


Рис. 3 (*продолжение*).

CONTENTS

Dorofeev P. I. On the taxonomy and history of the genus *Brasenia* (*Cabombaceae*) 137

Sheremetiev S. N. Water relations of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) from Badghyz. . . . 149

Shilova N. V. On the initiation and growth of shoots of microphyllous dwarf shrubs *Ericaceae* in the mountainous tundras of the eastern Kamchatka 158

Rytova N. G. Scanning electron microscope studies of axillary meristem and its derivatives in the species of the genus *Cleistogenes* (*Poaceae*) (colonial and organismic levels of organization of the plant body) 170

Sambuk S. G. Eurystic-statistical classification and polar ordination of broad phytocoenotical range 180

COMMUNICATIONS 189

Rubtsov N. I., Zubarev A. P. The swamps of the middle mountainous Khamar-Daban. (189). — **Ignatenko M. M.** *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) in the environs of Leningrad. (196). — **Skupchenko V. B., Ladanova N. V.** The development of needles in *Picea obovata* (*Pinaceae*). (203). — **Sergienko V. G.** A contribution to the flora of the Morzhovetz Island (White sea). (207). — **Sokolova M. V.** An attempt of quantitative comparison of eight local floras of Taimyr. (211). — **Polozhiy A. V.** Flora of the Yenisey region of Siberia. (217). — **Demyanov V. A., Suytso A. O.** Quantitative estimation of the effect of *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) upon the structure of the vegetational cover in the Putorana (the north of the Middle-Siberian Plateau). (222). — **Zavadskaya I. G., Antropova T. A.** The effect of dehydration of leaves of droughtresistant and droughtsensitive plants on primary and general thermostability of cells. (229). — **Zhukova P. G., Petrovsky V. V.** A cytotaxonomical study of some species of the family *Brassicaceae* in Northern Asia. (236). — **Tiak G. V.** Bud formation and fruiting in *Vaccinium myrtillus* (*Vacciniaceae*). (240). — **Averyanov L. V.** A karyosystematic study of some species of orchids (*Orchidaceae*) in the Middle-Asian flora. (245). — **Boczantzeva V. V.** On the genus *Pachypterygium* (*Brassicaceae*). (248).

NEW TAXA 251

Probatova N. S. New Taxa of the *Poaceae* from the Far East of the USSR. (251). — **Nepomnyashchaya O. A.** On a new species of the genus *Adoxa* (*Adoxaceae*) from the Far East. (259).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 263

Mirkin B. M., Naumova L. G., Nazirova Z. M. *M. Toman.* Communities of Festuco-Brometea class in the western part of the Bohemian xerothermic District. 1981. (263). — **Vassilchenko I. T.** (*A reviem*). *Compositae* of the Iranian flora. (266).

Correction to the article T. N. Naumovoi and M.T.M. Willemsl. (268).

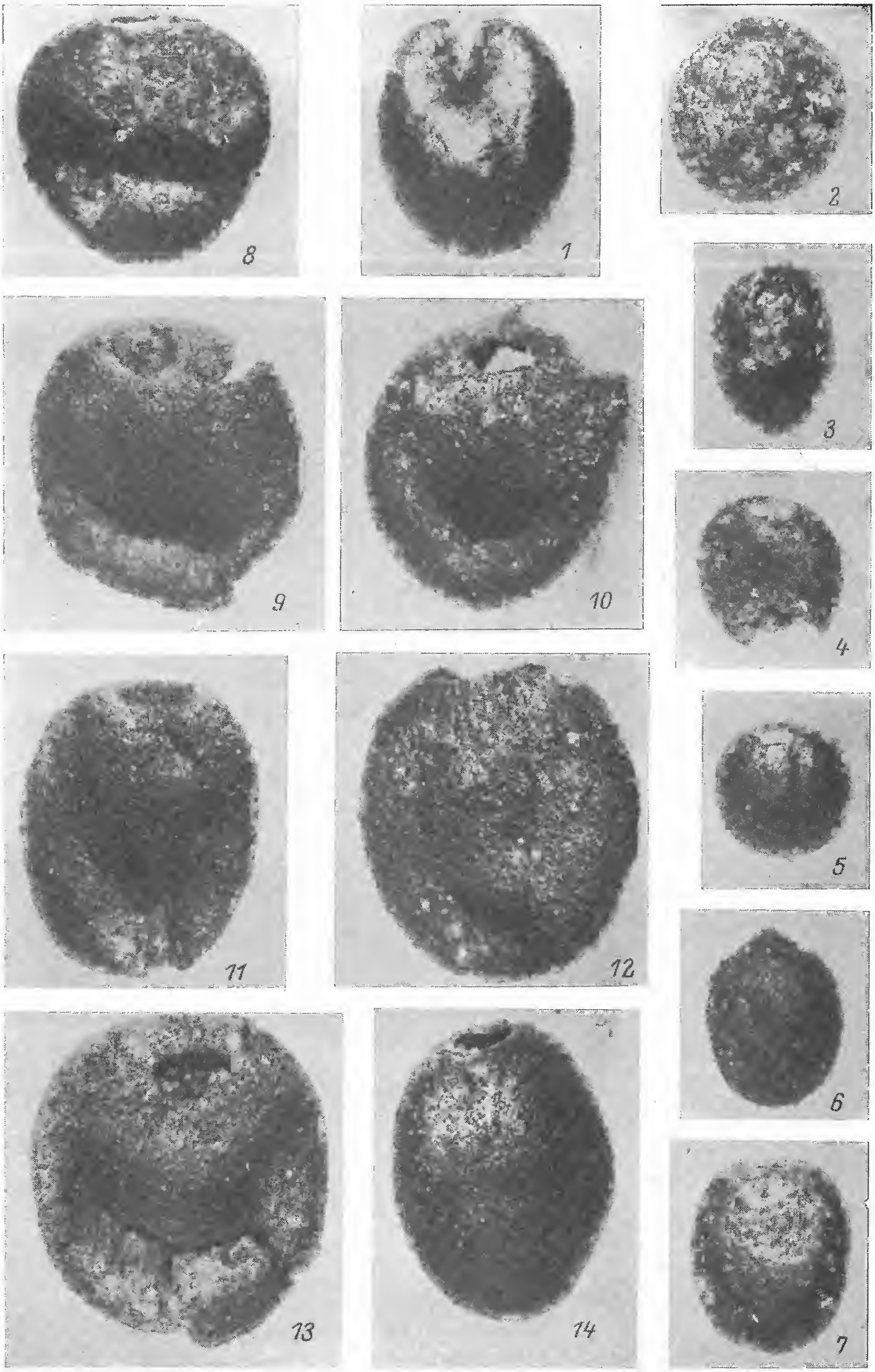


Рис. 5. Семена видов рода *Brasenia*, ×12.

1—7 — *B. goretskyi*, Гомельская обл., Стародубка, олигоцен; *8—14* — *B. manykinii*, Брестская обл., Пружаны, скв. 356, гл. 79.6, верхний миоцен.

К с. 144

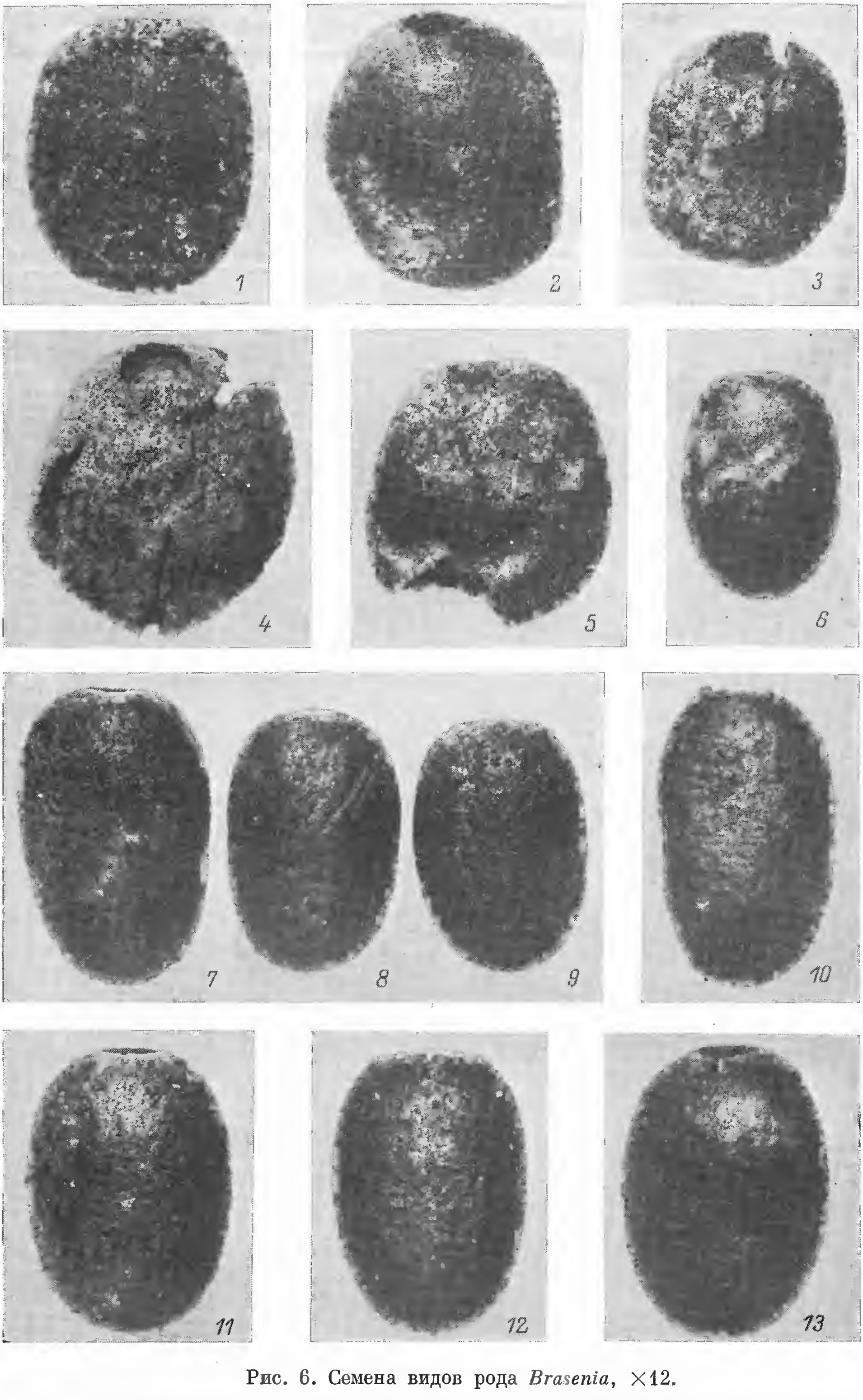


Рис. 6. Семена видов рода *Brasenia*, ×12.

1—5 — *B. aldanensis*, Якутия, Мамонтова гора, миоцен; *6—13* — *B. sukaczevii*, Якутия, Хапчан-хайа на р. Омолой, миоцен.

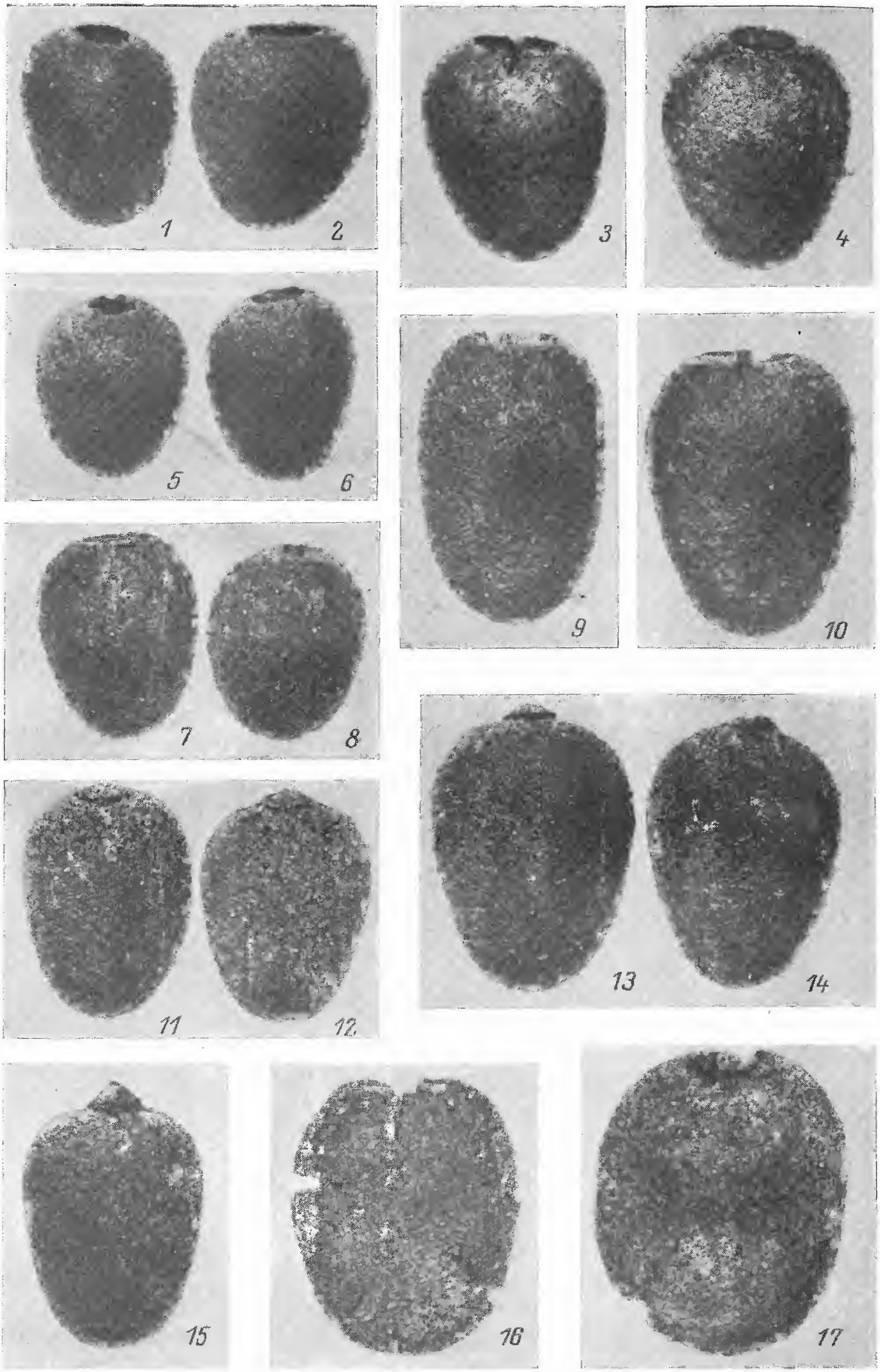


Рис. 7. Семена видов рода *Brasenia*, ×12. Все из Гомельской обл., Холмеч, плиоцен.

1—8 — B. obovata; *9—15 — B. angustata*; *16, 17 — B. tuberculata*.

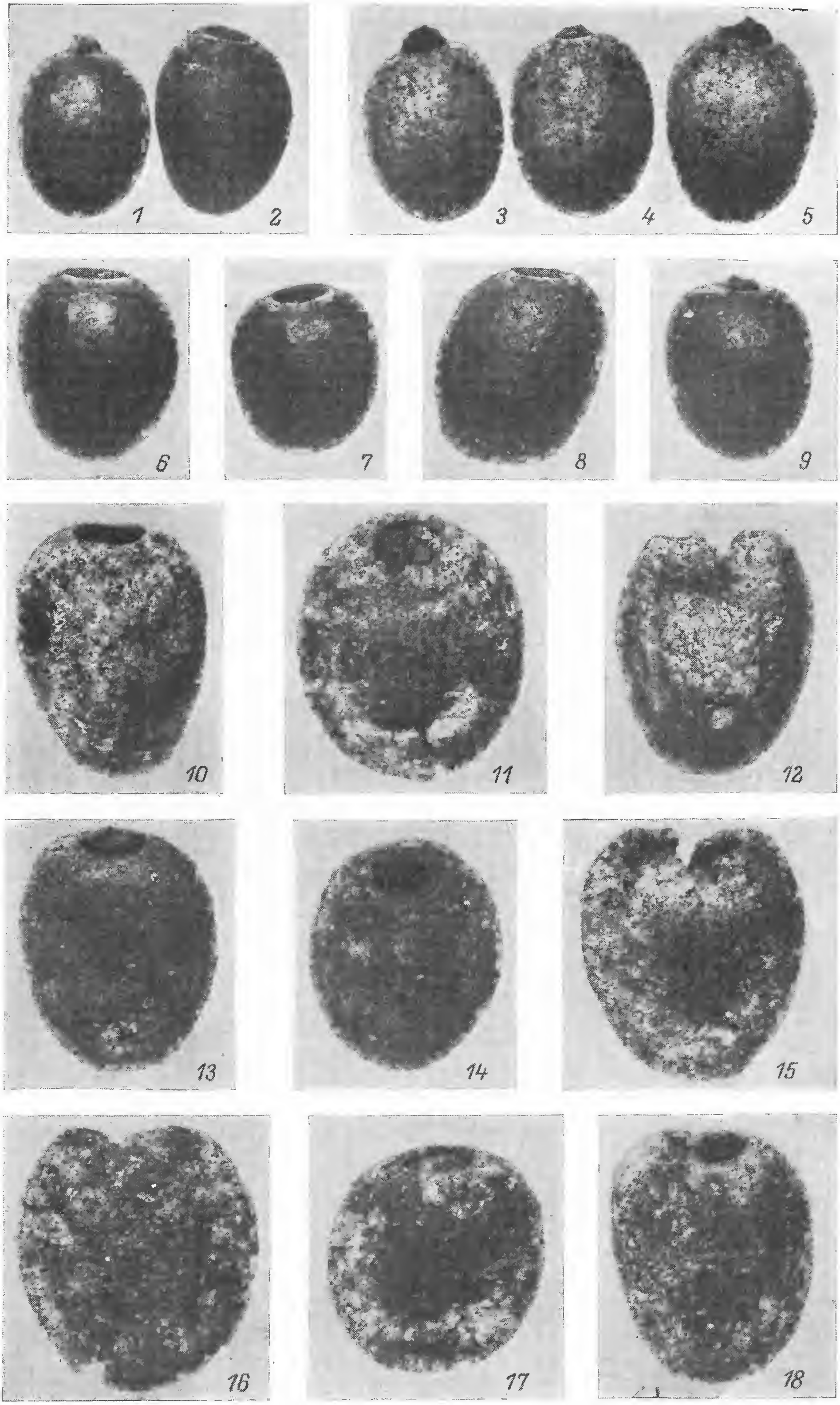


Рис. 8. Семена видов рода *Brasenia*, ×12.

1—9 — *B. interglacialis*, Липецкая обл., Никольское, скв. 13, гл. 17.7—18.5, миндель-рисс; *10—18* — *B. sajanensis*, Красноярский край, Слюсаревская впадина, р. Кизир, плиоцен.

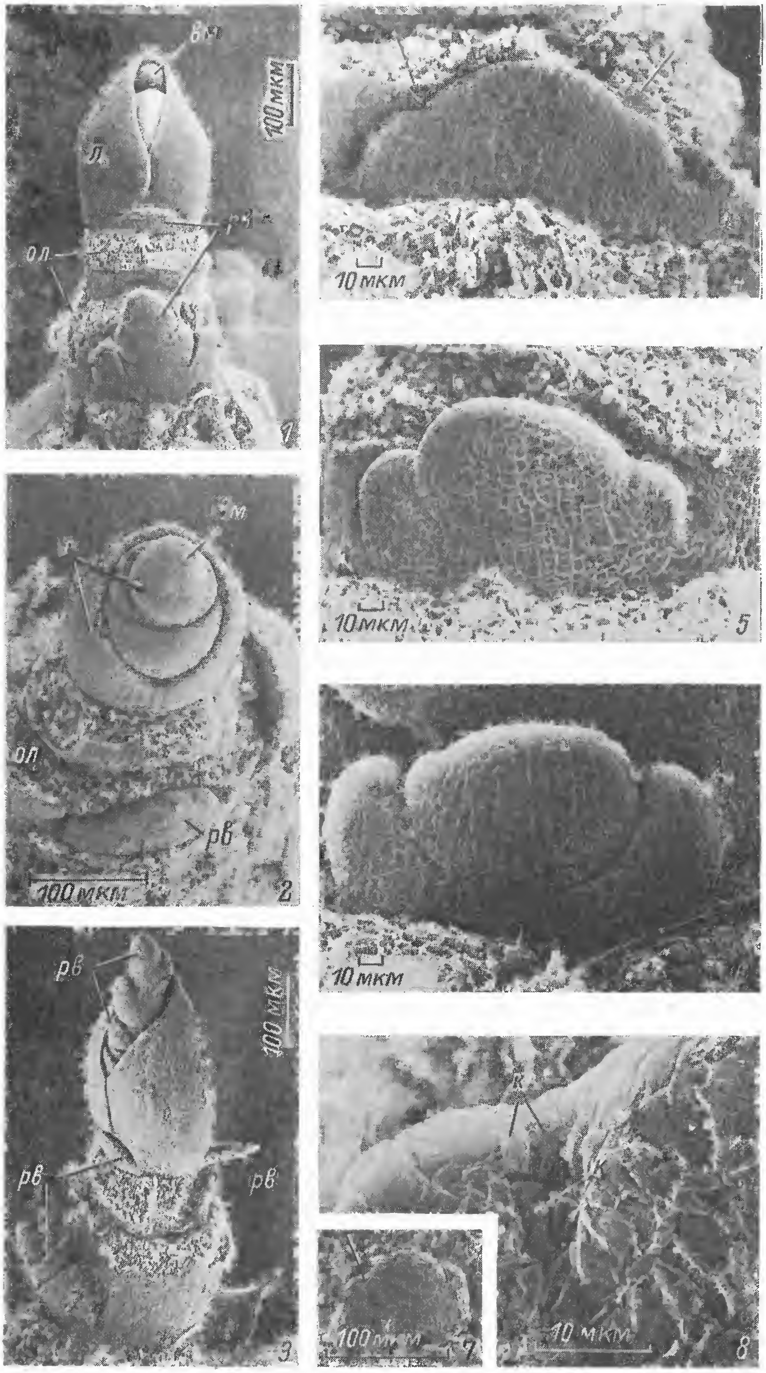


Рис. 3. Развитие пазушной меристемы в репродуктивную веточку у *Cleistogenes serotina* по данным СЭМ.

1 — общий вид верхушки побега с зачатками двух репродуктивных веточек разного возраста, кроющие листья удалены; *2* — верхушечная меристема вегетативного побега и пазушная меристема при основании 6-го сверху листового зачатка, вид сверху; *3* — зачатки пазушного и верхушечного соцветий; *4* — пазушная меристема в начале расчленения: на верхнем крае обозначились углубления (показаны *стрелками*), деталь рис. 3, *2*, *рв*; *5* — пазушная меристема при образовании двух борозд, расчленивших ее на крупную среднюю и 2 небольшие боковые доли; *6* — пазушная меристема с отделившимися боковыми долями, на средней доле обозначился очередной прогиб (показан *стрелкой*); *7*, *8* — общий вид зачатка и крупным планом — начало образования бороздки. *вм* — верхушечная меристема, *ол* — основание удаленного листа, *л* — листовые зачатки разного возраста, *к* — расходящиеся парные клетки на дне бороздки, *рв* — зачаток репродуктивной веточки (пазушная меристема).

К с. 173

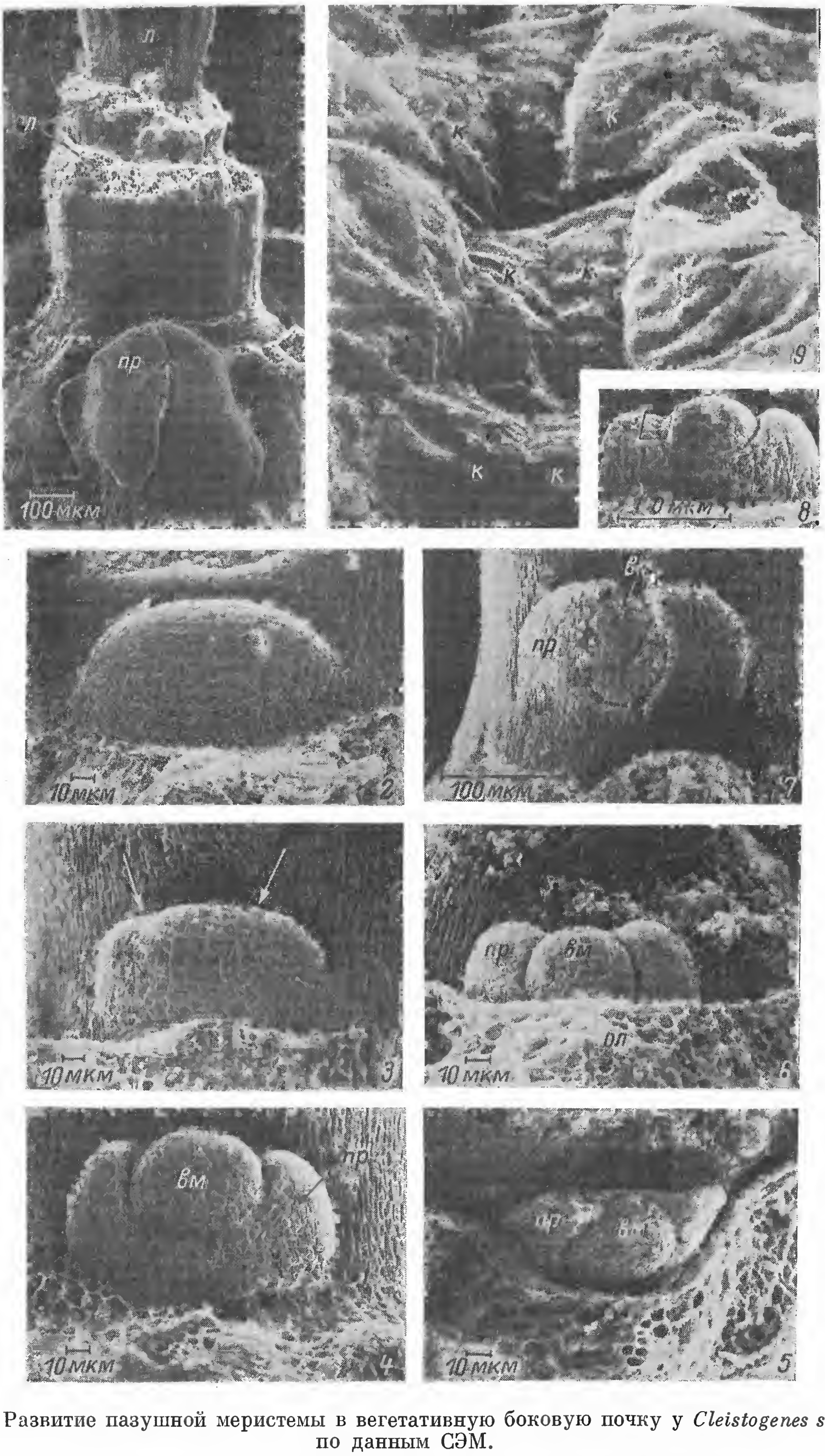


Рис. 4. Развитие пазушной меристемы в вегетативную боковую почку у *Cleistogenes serotina* по данным СЭМ.

1 — общий вид верхушки побега с боковыми почками разного возраста, чешуевидные листья удалены; *2* — пазушная меристема при основании листового зачатка; *3* — начало расчленения пазушной меристемы: на верхнем крае обозначились поперечные углубления (показаны *стрелками*); *4* — расчленение пазушной меристемы на среднюю и боковые доли; *5* — вид сверху: уплощенные боковые доли соединены с адаксиальной стороны, средняя доля куполообразной формы; *6* — то же, вид с абаксиальной стороны, боковые доли выше средней; *7* — зачаток почки: края профилла частично закрывают верхушечную меристему с зачатком 1-го листа; *8*, *9* — пазушная меристема и крупным планом бороздка: видны разъединяющиеся парные клетки на дне бороздки. *пр* — профилл или его зачаток; остальные обозначения, как на рис. 3.

К ст. В. Б. Скупченко, Н. В. Ладановой, с. 203

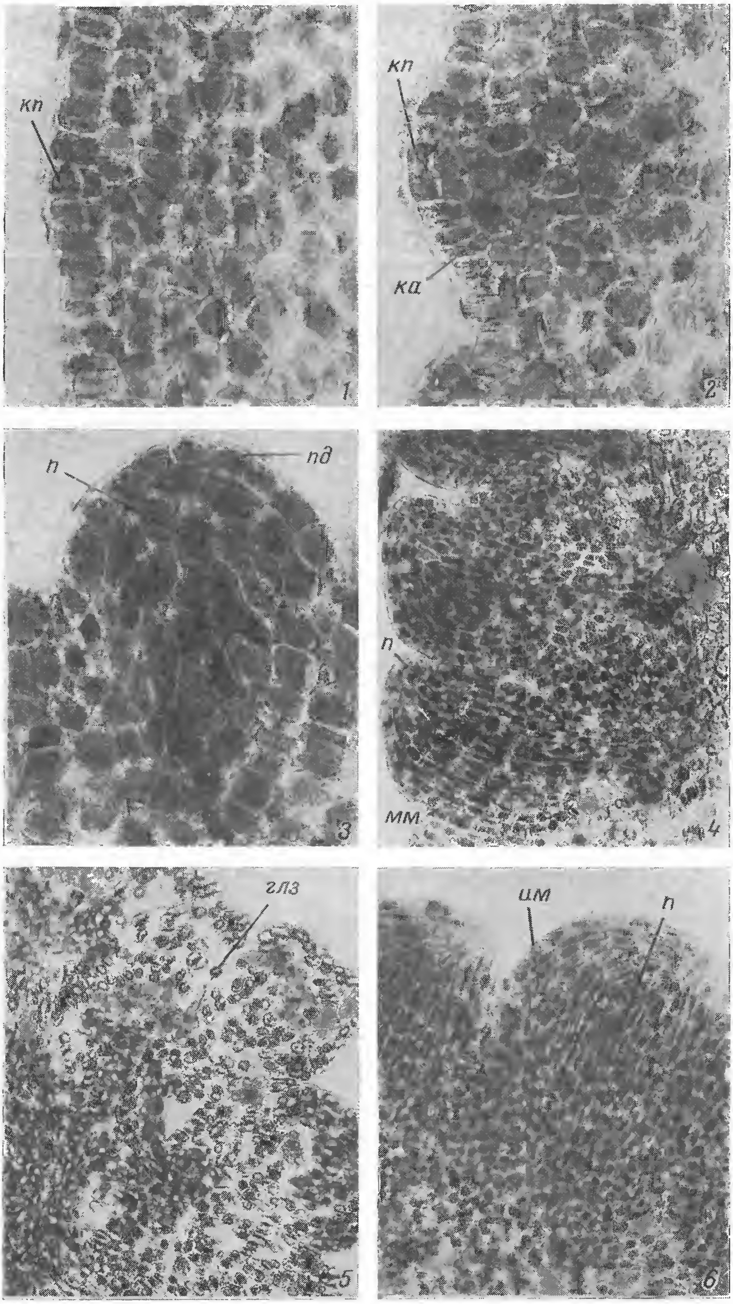


Рис. 1. Срезы зачатков хвои *Picea obovata* в год заложения на конусе нарастания.

1 — периферическая меристема в нижней части вегетативного апекса в период инициации листовых зачатков (середина августа), ×270; *2* — листовой бугорок верхнего яруса вегетативного апекса (середина августа), ×270; *3* — зачаток листа второго яруса сверху (середина августа), ×270; *4* — листовые зачатки нижних ярусов в период деятельности маргинальной меристемы (конец августа), ×108; *5* — поперечный срез листовых зачатков в период роста маргинальной меристемы (конец августа), ×108; *6* — листовые зачатки зимой (середина февраля), ×108. *кп* — клетки поверхностного слоя, поделившиеся периклинально, в районе закладывающегося листового бугорка; *ка* — клетки, поделившиеся антиклинально; *пд* — протодерма; *п* — прокамбий; *мм* — маргинальная меристема; *глз* — грань листового зачатка; *им* — инициали мезофилла.

К с. 204

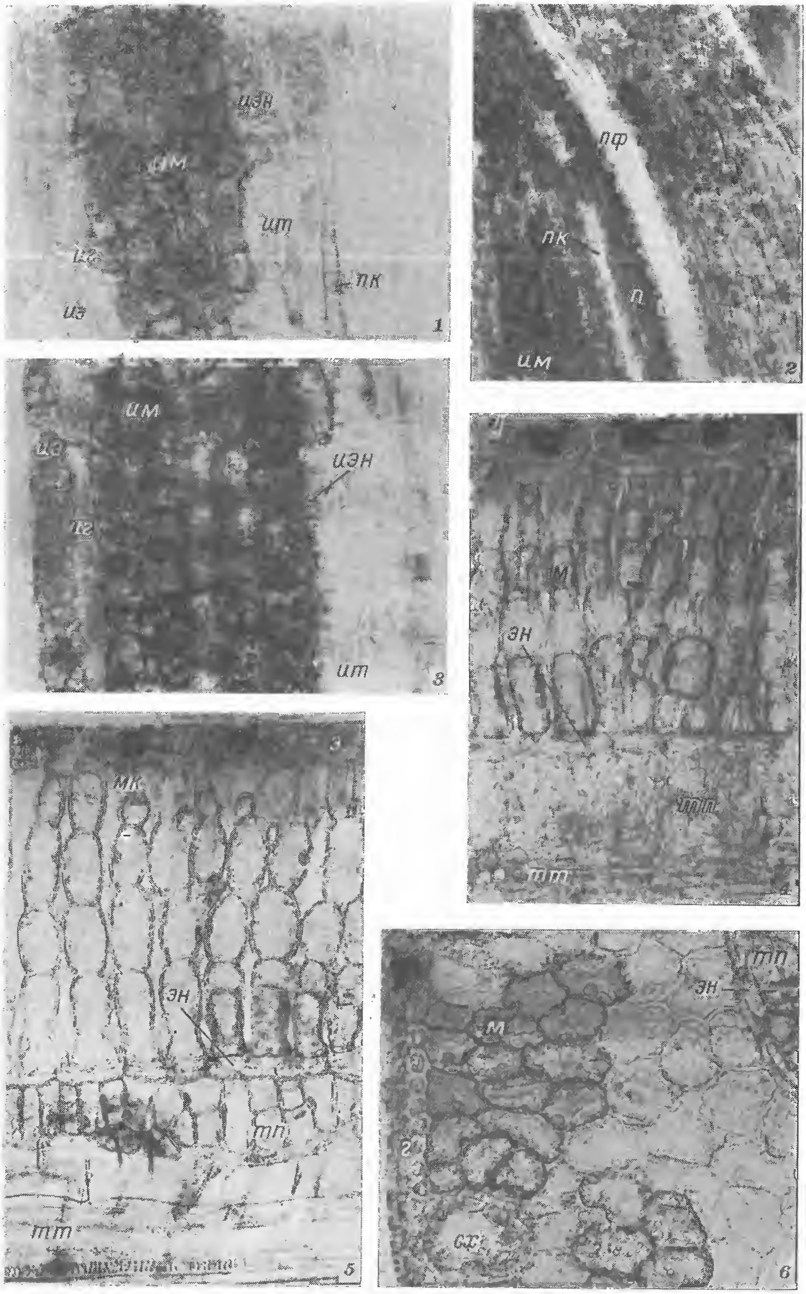


Рис. 2. Срезы зачатков хвои *Picea obovata* весной в период развития в почке (*1—3*), в момент раскрытия почки (*4*) и после распускания почки (*5, 6*).

1 — вентральная сторона зачатка хвои (21 мая), ×270, *2* — основание зачатка хвои (21 мая) в поляризованном свете, видны более светлые протофлоэма и протоксилема, ×140; *3* — вентральная сторона зачатка хвои (31 мая), ×270; *4* — вентральная сторона хвои в период раскрытия почек (14 июня), ×108; *5* — вентральная сторона хвои в период завершения формирования межклетников мезофилла (18 июня), ×108; *6* — поперечное сечение хвои в средней части (18 июня), ×108. *иэ* — инициали эпидермы, *иг* — инициали гиподермы, *иэн* — инициали эндодермы, *ит* — инициали трансфузионной ткани, *тп* — трансфузионная паренхима, *эн* — эндодерма, *э* — эпидерма, *г* — гиподерма, *м* — мезофилл, *мк* — межклетники, *у* — устьице, *сх* — смоляной ход, *пф* — протофлоэма, *пк* — протоксилема, *тт* — трахеиды трансфузионной ткани. Остальные обозначения, как на рис. 1.

СОДЕРЖАНИЕ

Дорофеев П. И. К систематике и истории рода *Brasenia* (*Cabombaceae*) 137

Шереметьев С. Н. Водный режим *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в Бадхызе 149

Шилова Н. В. О заложении и росте побегов микрофилльных кустарничков сем. *Ericaceae* в горных тундрах восточной Камчатки 158

Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (*Poaceae*) по данным СЭМ (колониальный и организменный уровни организации тела растения) 170

Самбук С. Г. Эвристико-статистическая классификация и полярная ординация выборки широкого фитоценотического диапазона 180

СООБЩЕНИЯ 189

Рубцов Н. И., Зубарев А. П. Болота среднегорного Хамар-Дабана. (189). — **Игнатенко М. М.** *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в окрестностях Ленинграда. (196). — **Скупченко В. Б., Ладанова Н. В.** Развитие хвои *Picea obovata* (*Pinaceae*). (203). — **Сергиенко В. Г.** К флоре острова Моржовец (Белое море). (207). — **Соколова М. В.** Опыт количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра. (211). — **Положий А. В.** Флора Приенисейской Сибири. (217). — **Демьянов В. А., Суйтсо А. О.** Количественная оценка влияния *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова в Путоране (север Средне-Сибирского плоскогорья). (222). — **Завадская И. Г., Антропова Т. А.** Влияние обезвоживания листьев устойчивых и чувствительных к засухе растений на первичную и общую теплоустойчивость клеток. (229). — **Жукова П. Г., Петровский В. В.** Цитотаксономическое изучение некоторых видов крестоцветных (*Brassicaceae*) из Северной Азии. (236). — **Тяк Г. В.** Формирование почек и плодоношение *Vaccinium myrtillus* (*Vacciniaceae*). (240). — **Аверьянов Л. В.** Кариосистематическое исследование некоторых видов орхидных (*Orchidaceae*) флоры Средней Азии. (245). — **Бочанцева В. В.** О роде *Pachypterygium* (*Brassicaceae*). (248).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 251

Пробатова Н. С. Новые таксоны сем. *Poaceae* с Дальнего Востока СССР. (251). — **Непомнящая О. А.** О новом виде рода *Adoxa* (*Adoxaceae*) с Дальнего Востока. (259)

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 263

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Назирова З. М. *М. Томан.* Сообщества класса Festuco-Brometea в западной части Богемской ксеротермической области. 1981. (263). — **Васильченко И. Т.** (*Рецензия*). Сложноцветные Иранской флоры. (266).

Исправление к ст. Т. Н. Наумовой, М. Т. М. Виллемсе. (268).

1 р. 90 к.

**Индекс
70056**

Издательство «Наука» готовит к выпуску во II квартале 1984 г. книгу «Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав и использование» (объем 44 л. Ц. 7 р. План выпуска 1984 г., II кв., № 248).

Заказы просим направлять по адресу: 197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига».

Для правильного определения тиража заявки на книгу просим прислать до 1 февраля 1984 г.

Книга открывает семитомное издание, подготавливаемое отделом растительных ресурсов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В нем будут сведены имеющиеся в литературе данные о химическом составе и полезных свойствах цветковых растений флоры СССР. Каждый том сопровождается справочным аппаратом. В первой книге описываются представители 38 семейств (210 родов, 1295 видов) от магнолиевых до кермековых.

Книга предназначена для ботаников, ботанико-географов, фитохимиков, фармацевтов, интродукторов.

Ботанический журнал, 1984, т. 69, 2, 137—272.